Зоол Геогр

ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

3 Я

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

реф. получены 13.4.84
реф. внесены 10.5-84

ТОМ 69
4
АПРЕЛЬ

11 1 ИЮН
11.06

27/36

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

[illegible]

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 69 (1984) № 4

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

ический редактор *Г. А. Смирнова*
ва и *А. З. Лакомская*

.04.84. М-30629. Формат бумаги $70\times108\,{}^1/_{16}$.
Печать высокая. Усл. печ. л. 13.30+0.35 вкл.
8. Тираж 2257. Тип. зак. 1132.

Издате [illegible] «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-38-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ТОМ 69 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1984, № 4

УДК 56 : 581.9 : 551.781.4

Л. И. Фотьянова

ПОЗДНЕЭОЦЕНОВАЯ ПРЕДТУРГАЙСКАЯ ФЛОРА ДРЕВНЕЙ БЕРИНГИИ

L. I. FOTJANOVA. LATE EOCENE PRETURGAIAN FLORA FROM OLD BERINGIA

Рассматриваются две позднеэоценовые флоры древней Берингии: иргирнинская — северо-западной Камчатки и ее аналог на Аляске — флора Сельдовиа Пойнт. Обе они отнесены к предтургайской стадии становления флоры в Азии и Северной Америке.

При изучении тургайской флоры как определенного экологического типа (Тахтаджян, 1966; Жилин, 1974), относительно длительно, но не вполне синхронно существовавшей на огромном пространстве Евразии и Северной Америки, большой интерес представляют вопросы времени и места ее становления, а также исходный тип флоры, на основе которого она развивалась.

А. Н. Криштофович (1936а, б, 1938, 1946, 1955 и др.) считал, что в течение олигоцена тургайская флора занимала всю северную и часть центральной Азии, а также Северную Америку, а к концу олигоцена—началу миоцена она распространилась за Урал, достигнув Европы. Представления Криштофовича о времени возникновения флоры тургайского типа не были однозначными. В одной из работ (1936б: 104—105) он отмечал, что в «период эоцена. . . на севере Ангариды развивались умеренная „гренландская“ и северосибирская флоры». Впоследствии, рассматривая преобразование палеоценовых Гелинденской и Гренландской провинций, Криштофович писал, что, начиная «со среднего эоцена, мы уже имеем другую картину распределения растительности как в Евразии, так и в Северной Америке» (1955 : 839), так что можно, вероятно, подразумевать средний эоцен как начало становления Тургайской и Полтавской областей и соответствующих типов флор.

Криштофович (1933, 1936а, б и др.) придерживался точки зрения о высокоширотном происхождении лесной растительности умеренного пояса (флоры гренландского типа), к которой относил и «цагаянскую» флору. Гренландская флора явилась исходным типом, из которого также в северных широтах развивалась тургайская флора. Говоря о высокоширотном происхождении тургайской флоры, Криштофович (1936а, б и др.) неоднократно подчеркивал, что «миграция растительности шла волнами с севера» (1946 : 65). Позднее, отмечая роль автохтонного процесса при становлении флоры тургайского типа, Криштофович (1955) считал первоначальной территорией ее развития северный Казахстан, восточную Азию и северо-западную Америку.

Палеоботанические исследования последних десятилетий накопили огромный материал по кайнозойским флорам древней Берингии.[1] Кроме того, в последние годы значительно возросла достоверность привязки локальных флор к геохронологической шкале. Это дает возможность на качественно новой основе осветить некоторые аспекты в изучении флоры тургайского типа.

Под тургайским экологическим типом в широком смысле мы понимаем листопадные широколиственные и хвойно-широколиственные полидоминантные леса, произраставшие в условиях теплоумеренного климата (резкие пони-

---

[1] Под древней Берингией мы понимаем участок древней суши, примерно совпадающий с территорией Мегаберингии, по Б. А. Юрцеву (1976).

1 © Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1984

жения зимних температур, по-видимому, отсутствовали) и довольно обильных осадков (примерно 1000 мм), относительно равномерно распределенных по сезонам. Флора тургайского экологического типа состоит из родов, представленных в современной флоре преимущественно юго-восточной Азии и в меньшей степени — юго-восточной Северной Америки. Только в раннюю фазу своего развития она включала единичные впоследствии вымершие роды. Такую флору с участием вымерших родов мы называем предтургайской. Большинство родов этой флоры имеет листья, уже сравнимые с листьями современных видов этих родов, но тем не менее всегда морфологически существенно отличающиеся от них.

Статья посвящена позднеэоценовой флоре предтургайского типа северо-западной Камчатки, где в 1979 г. в бухте Подкагерной южнее мыса Божедомова мы изучили разрез иргирнинской свиты, нижняя половина которой изобилует отпечатками древних растений. В основании разреза свиты вместе с растениями обнаружены немногочисленные позднеэоценовые фораминиферы, изученные М. Я. Серовой (Фотьянова, Серова, 1983). Иргирнинская свита перекрывается морской ратегинской свитой с олигоценовым комплексом морских моллюсков (Погожев и др., 1963; Девятилова, Волобуева, 1981) и фораминифер (Фотьянова, Серова, 1983).

В иргирнинской флоре установлены 46 видов и 39 родов: *Dryopteris* sp., *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Sequoia* sp., *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, *Nelumbo nipponica* Endo, *Trochodendroides speciosa* (Ward) Berry, *Cercidiphyllum eojaponicum* Endo, ?*Magnolia* sp., *Parrotia* sp., *Corylopsis* sp., *Liquidambar pachyphylla* Knowlt., *Platanus* sp., *Paliurus* sp., *Zizyphus* sp., *Ulmus harutoriensis* Tanai, *U. compacta* Fotjan. sp. nov., *Ulmus* (два новых вида), *Zelkova* sp., *Fagus* (новый вид), *Quercus furuhjelmii* Heer, *Q. bozhedomovii* Fotjan. sp. nov., *Castanea kamtschatica* Fotjan. sp. nov., *Castanea* sp., *Alnus kushiroensis* Tanai, *Alnus* sp. (пельтатные листья), *Alnus* ex gr. *duensis* (Baik.) Iljinskaja, *Carpinus* sp., *Ostrya* sp.. *Pterocarya kamtschatica* (Krysht.) Cheleb., *Carya ezoensis* Tanai, *Cyclocarya* sp., *Tilia* sp., *Catalpa* sp., ?*Rubus* (новый вид), *Decodon alaskana* Wolfe et Tanai, *Acer* (новый вид), *Acer* sp., *Actinidia harutoriensis* Tanai, *Vitis* sp., *Alangium kryshtofovichii* Baik., *Aralia* (новый вид), *Acanthopanax* (новый вид), *Palaeokalopanax kamtschatica* Fotjan. sp. nov.

Систематический состав флористического комплекса иргирнинской свиты на родовом уровне очень близок к современной теплоумеренной флоре юго-восточной Азии и в меньшей степени — юго-восточной Северной Америки. Флора такого состава на востоке Азии до иргирнинского времени не была известна, а ее появление свидетельствует о новом этапе развития позднепалеогеновой восточно-азиатской флоры — предшественнице олигоцен-миоценовой флоры тургайского экологического типа. В иргирнинской флоре впервые отмечается возрастание видового разнообразия и количественного участия представителей рода *Ulmus*; эта особенность будет проявляться во флорах Дальнего Востока вплоть до позднего миоцена. С иргирнинской флорой на Камчатке связано первое появление в северных широтах установленных по отпечаткам родов *Parrotia*, *Liquidambar*, *Zelkova*, *Castanea*, *Ostrya*, *Cyclocarya*, *Actinidia*, *Aralia*, *Acanthopanax* и некоторых других. В составе иргирнинской флоры всего два вымерших рода — *Trochodendroides* и *Palaeokalopanax*. Наличие в составе флоры рода *Trochodendroides*, а также редких экземпляров *Platanus* sp. раннепалеогенового облика и малого числа видов (3—4 вида циркумбореального распространения), общих с предшествующими флорами палеоцен-среднеэоценовых фитогоризонтов (по Л. Ю. Буданцеву: Григоренко и др., 1978; Буданцев, 1979а, б), свидетельствует о слабой преемственности этой флоры от раннепалеогеновых флор Камчатки. Характер растительности иргирнинского времени — лесной хвойно-широколиственный с разнообразным составом теплоумеренных широколиственных пород и ограниченным набором хвойных сем. *Taxodiaceae* с единичными реликтами раннего палеогена.

Следует отметить, что многие роды теплоумеренных широколиственных растений, приведенные выше, по данным ихнофитологии, впервые появляются на Камчатке в иргирнинское время. По палинологическим же данным, они появляются в небольших количествах в средних и северных широтах (45—

70° с. ш.) значительно раньше, в палеоцене, но своего расцвета достигают в эпоху эоценового климатического оптимума (например, роды *Castanea*, *Quercus*) (Братцева, 1969; Кулькова, 1973; Карташева, 1975; Александрова, Козяр, 1978; Фрадкина и др., 1979; Баскакова, Громова, 1979). И, наоборот, наблюдается полное соответствие данных палинологии и ихнофитологии, касающихся заметного сокращения вымерших родов (установленных по отпечаткам растений) и родов, определяемых в палинологии по искусственной классификации, в эпоху климатического оптимума рубежа среднего—позднего эоцена и почти полного их исчезновения в последующее позднеэоценовое время.

В пределах Тихоокеанского региона наиболее близкой к рассматриваемой флоре является флора местонахождения Сельдовиа Пойнт группы Кенай залива Качемак на Аляске (Wolfe, Tanai, 1980). Возраст этой флоры датировался в различные годы разными авторами от эоцена до начала среднего миоцена включительно (Wolfe, Tanai, 1980).

Сравнительный анализ иргирнинской и Сельдовиа Пойнт флор показывает, что из 39 родов иргирнинской флоры и 36 родов флоры Сельдовиа Пойнт 24 рода общие. Различия флор на родовом уровне проявляются за счет почти полного отсутствия в иргирнинской флоре родов семейств *Salicaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae* и носят, вероятнее всего, экологический характер. Такое предположение подтверждается и большей ролью сем. *Fagaceae* в иргирнинской флоре по сравнению с флорой Сельдовиа Пойнт. В обоих комплексах имеется 14 общих видов, а среди растений одного рода, приводимых под разными видовыми названиями, значительное число морфологически близких. Весьма сходный родовой спектр, значительное число общих видов и сходный морфологический облик древних растений, географически близких иргирнинской и Сельдовиа Пойнт флор, свидетельствуют, на наш взгляд, об их одновозрастности и принадлежности единому позднеэоценовому фитохориону. По палинологическим данным, исключительно близкая по родовому составу флора происходит из верхней части угловского горизонта Южного Приморья (третий палинокомплекс — Баскакова, Громова, 1979). К этому же типу флоры в северных широтах мы относим очень близкую по составу флору омолойского горизонта северо-востока Азии и северной Якутии (Карташова, 1975; Баранова и др., 1979).

Таким образом, время появления флоры предтургайского типа на территории древней Берингии мы датируем второй половиной позднего эоцена. Рассмотренные флоры представляют собой наиболее раннюю фазу развития тургайского экологического типа в широком смысле, когда-либо зафиксированную в Азии и на Аляске, и еще содержат единичные древнепалеогеновые реликты гренландского типа.

Останавливаясь на вопросе об истоках флоры иргирнинского типа, отметим, что она тесно связана с предшествующей флорой эпохи средне-позднеэоценового климатического оптимума, причем проявляет большую близость на родовом уровне с теплоумеренными широколиственными компонентами этой флоры, особенно средних широт, установленную по данным палинологии (Южное Приморье, второй палинокомплекс угловского горизонта — Баскакова, Громова, 1979). Это сходство проявляется в разнообразии родов сем. *Fagaceae* (*Fagus*, *Quercus*, *Castanea*), сем. *Hamamelidaceae* (*Parrotia*, *Corylopsis*), в присутствии рода *Liquidambar* и нескольких родов сем. *Araliaceae*. Флора эпохи средне-позднеэоценового климатического оптимума в относительно короткий промежуток времени сменяется самобытной флорой иргирнинского типа. Мы предполагаем, что иргирнинская флора развивалась на основе флоры эпохи эоценового климатического оптимума и представляла собой, по-видимому, ее горный вариант. Реагируя на похолодание, имевшее место в первой трети позднего эоцена (Shackleton, Kennett, 1975), претерпевшая глубокие изменения (потеря древних реликтов, значительная модернизация листовой пластинки и др.) предположительно горная флора в изменившихся более умеренных условиях сменила горные местообитания, заняв нижние части склонов, плакоры и другие места и сформировала зональный тип растительности иргирнинского времени.

На рубеже эоцена и олигоцена установлено одно из самых значительных похолоданий (Shackleton, Kennett, 1975). Соответственно произошли значительные изменения в составе флоры, особенно в северных широтах. Олигоценовая флора Камчатки представляет собой обедненный в систематическом отношении дериват предтургайской флоры. По данным Н. Я. Брутман (1979) и Г. М. Братцевой (1980), на Сахалине и Камчатке в олигоцене (и самых низах миоцена?) выявлены близкие палинокомплексы с преобладанием рода *Tsuga* при крайне бедном составе спор и пыльцы цветковых растений. Еще более холодный палинокомплекс олигоцена зафиксирован в низовьях р. Колымы (Жарикова и др., 1982). Флористический комплекс предположительно раннего олигоцена установлен нами в базальной туфогенной пачке вулканогенной толщи мыса Большого северо-западной Камчатки. Этот комплекс по сравнению с иргирнинским также характеризуется значительно обедненным составом широколиственных растений. О резком похолодании климата в олигоцене свидетельствует явление ледового разноса, которое отметил в утхолокской свите Камчатки В. И. Гречин (Grechin, 1981). Палеоботанические данные и сведения о явлении ледового разноса полностью соответствуют представлениям об олигоцене как наиболее холодной эпохе палеогена (Shackleton, Kennett, 1975).

Таким образом, на территории древней Берингии в палеогене сменилось несколько взаимосвязанных между собой флор. Предтургайская флора этой территории формируется на рубеже среднего и позднего эоцена, по-видимому, как горный вариант флоры эпохи климатического оптимума и быстро расселяется в позднем эоцене в связи с похолоданием. Последующее ее развитие в олигоцене и миоцене на востоке Азии свидетельствует о быстром и значительном обеднении систематического состава (за исключением эпох реккуренций на рубеже раннего и среднего миоцена и в позднем миоцене). В раннем миоцене с началом медленного прогрессивного потепления климата, достигшего своего максимума на рубеже со средним миоценом, в средних и северных широтах Дальнего Востока повсеместно фиксируется флора, которую можно отнести к тургайскому типу, поскольку она практически не имеет родового эндемизма по сравнению с тургайскими флорами типовой области ее развития (западный и восточный Казахстан) (Корнилова, 1956; Криштофович и др., 1956; Ильинская, 1962, и др.). Однако дальневосточные ранне-среднемиоценовые флоры несут черты значительного провинциализма, выражающегося в их очень высоком видовом эндемизме.

Ниже приводится описание некоторых видов иргирнинской флоры, коллекция которой под № 3862 хранится в Палеонтологическом институте АН СССР, г. Москва.

Автор выражает благодарность И. А. Ильинской, С. Г. Жилину и Л. Ю. Буданцеву, способствовавшим достоверной родовой диагностике трудных для определения иргирнинских растений. За прочтение рукописи статьи и высказанные советы и критические замечания автор благодарит И. А. Ильинскую и В. Н. Шиманского.

Ulmus compacta Fotjan. sp. nov.

(рис. 1, *7—9*; рис. 2, *1—3*, *5* — см. вклейку)

Голотип. Экз. 1/99, коллекция № 3862, ПИН АН СССР, г. Москва. Отпечаток цельного листа. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, у мыса Божедомова; иргирнинская свита, нижняя (угленосная) подсвита, примерно в 50 м от подошвы свиты; верхний эоцен (рис. 1, *7*; рис. 2, *1*).

Материал. 11 отпечатков почти цельных листьев хорошей сохранности.

Описание. Листья заостренно-эллиптические, слегка яйцевидные[2] длиной до 4.5, шириной до 2.2 см. Основание неравностороннее сердцевидное, верхушка постепенно заостренная. Вторичных жилок 11—13 пар. Они почти прямые, резко выраженные; в одной половине листа вильчато ветвятся 1—2 вторичные жилки, в другой половине— 2 или 3. Край листа зубчатый. Зубцы относительно крупные, треугольной неравносторонней формы с округленными сторонами. Зубцы на внешней стороне редко имеют более одного зубчика.

---

[2] При описании видов использовали «Атлас по описательной морфологии высших растений» (Федоров Ал. А. и др., 1956).

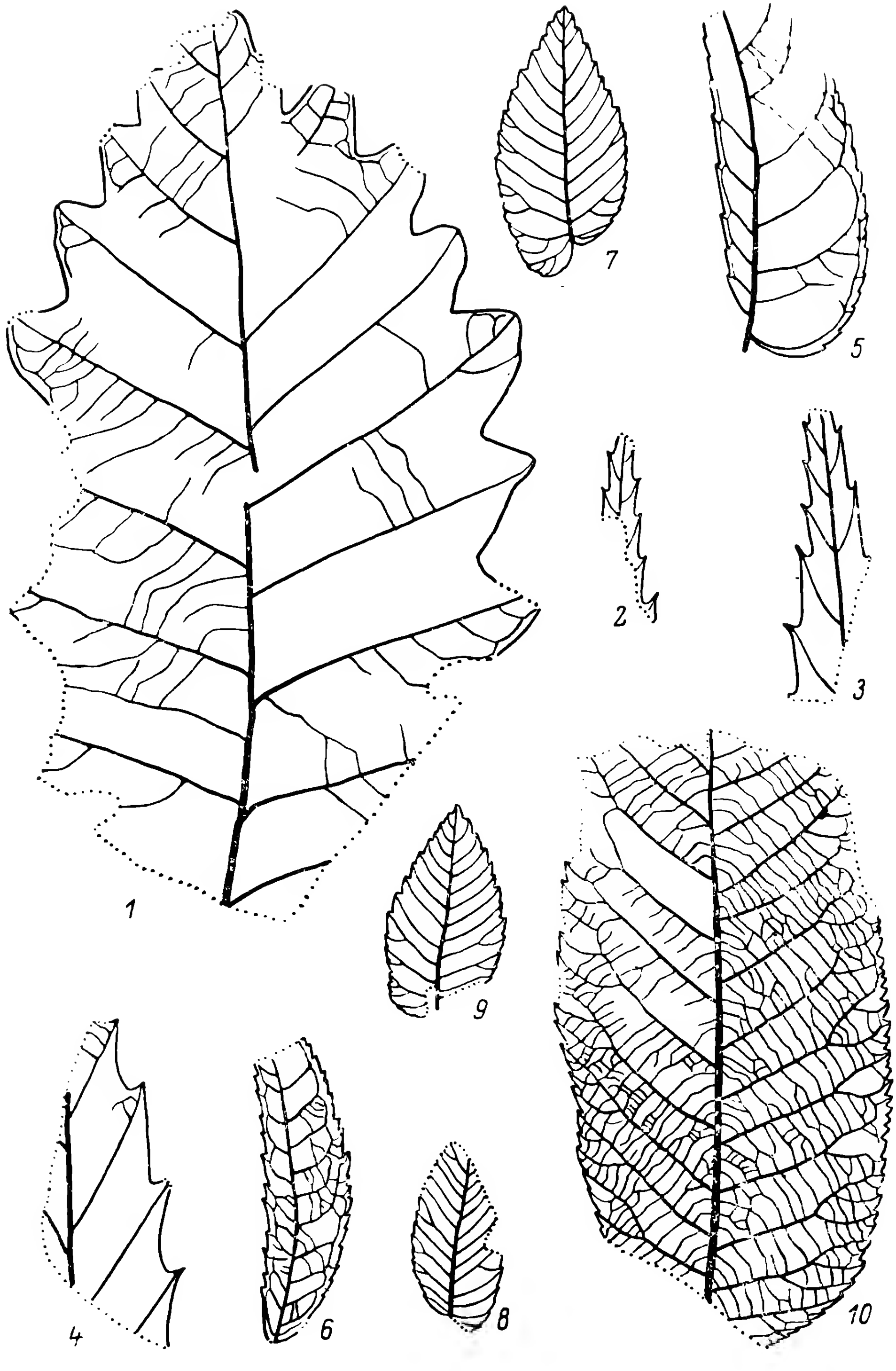


Рис. 1.

1 — *Quercus bozhedomovii*: отп. 1/13, голотип, ×0.7 (в случаях отсутствия увеличения — нат. вел.); *2—4* — *Castanea* sp. (*2* — отп. 1б/47; *3* — отп. 1б/43, ×1.5; *4* — отп. 1б/95); *5*, *6* — *Dicotylophyllum irgirnense* (*5* — отп. 1б/33; *6* — отп. 1б/11, голотип); *7—9* — *Ulmus compacta* (*7* — отп. 1/99, голотип; *8* — отп. 1/113а; *9* — отп. 1/51); *10* — *Carya ezoensis*, отп. 1б/121.

Сравнение. Сходен с *U. miopumila* Hu et Chaney, от которого отличается сердцевидным основанием. Весьма близок к экземплярам вида, безусловно принадлежащего роду *Ulmus*, но описанному как *Zelkova kushiroensis* Oishi et Huzioka (Tanai, 1970, табл. 10, фиг. 7); отличается сердцевидным основанием. Также близок к *U. nipponica* Endo из среднеэоценовой флоры вудвардиевых слоев о. Хоккайдо, но отличается эллиптической формой листьев и сердцевидным несимметричным основанием. Из современных видов по форме листа и резким относительно крупным зубцам без зубчиков или с одним зубчиком сходен с *U. parvifolia* Jacq. (острова Японии, п-ов Корея, Китай); отличается только сердцевидным основанием. Менее сходен с *U. pumila* L., от которого отличается постепенно заостренной верхушкой листа с притупленным кончиком, редкими зубчиками (у *U. pumila* L. обычны 1—2 зубчика на большинстве зубцов) и сердцевидным основанием.

Местонахождение. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, нижняя (угленосная) подсвита; верхний эоцен.

Castanea kamtschatica Fotjan. sp. nov.

(рис. 3, *5*; рис. 4, *6*, *7* — см. вклейку)

Голотип. Экз. 16/70, коллекция № 3862, ПИН АН СССР, г. Москва. Отпечаток средней части листа без верхушки и основания. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, у мыса Божедомова, иргирнинская свита, средняя (безугольная) подсвита; верхний эоцен, рис. 3, *5*; рис. 4, *6*, *7*.

Материал. 15 отпечатков различных частей листьев.

Описание. Листья продолговато-эллиптические, длиной до 20, шириной до 8 см. Основание округло-клиновидное, верхушка постепенно заостренная. Край листа крупнозубчатый. Зубцы треугольной формы с острым, крючковато изогнутым кончиком, высотой до 1 см, при основании 1.5 см, без щетинок. Иногда на внешней стороне зубца имеются 1—2 мелких зубчика. Вторичных жилок до 18 пар; они редкие, несимметрично расположенные (под углом 50—55° в одной половине листа и 65—70 — в другой). В верхней части листа углы отхождения вторичных жилок выравниваются. Третичные жилки редкие, волнисто изогнутые, иногда вильчато ветвятся или соединяются в средней части поперечными косо направленными анастомозами.

Сравнение. Сходен с широко распространенным в миоцене и плиоцене Японии, п-ова Корея, Китая *C. miomollissima* Hu et Chaney (Hu, Chaney, 1940), особенно с экземплярами вида из формации Имаиси и Огуни префектуры Ямагата о. Хонсю (Onoe, 1974). Отличается более редким расположением вторичных жилок, несимметричным жилкованием и формой зубцов. Сходен с современными видами *C. dentata* (Marsh.) Borkh., распространенным в приатлантических штатах Северной Америки, и с *C. mollissima* Blume, распространенным в юго-восточной Азии.

Местонахождение. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, верхи нижней (угленосной) подсвиты и средняя (безугольная) подсвита; верхний эоцен.

Castanea sp.

(рис. 1, *2—4*; рис. *4*, *2—4*)

Материал. 5 отпечатков фрагментов листьев.

Описание. Листья ланцетные и узколанцетные. Основание не сохранилось, верхушка постепенно оттянутая в заостренный кончик. Край зубчатый. Зубцы крупные, заостренно-треугольной неравносторонней формы, без щетинок. Внешняя сторона зубца длинная (до 1.5 см), почти параллельная главной жилке. Вторичные жилки редкие, отходят под углом 35—45°. Третичные жилки редкие, субперпендикулярные вторичным жилкам.

Замечания. Наличие редких третичных жилок свидетельствует о принадлежности отпечатков к роду *Castanea*; этим признаком они отличаются от сходных листьев рода *Quercus*. Среди известных видов рода *Castanea* близких не установлено; вероятно, это новый вид, но фрагментарность материала не дает возможности четко выявить все его морфологические признаки. Среди современных видов проявляет отдаленное сходство с восточно-азиатским видом *C. henryi* R. et W.

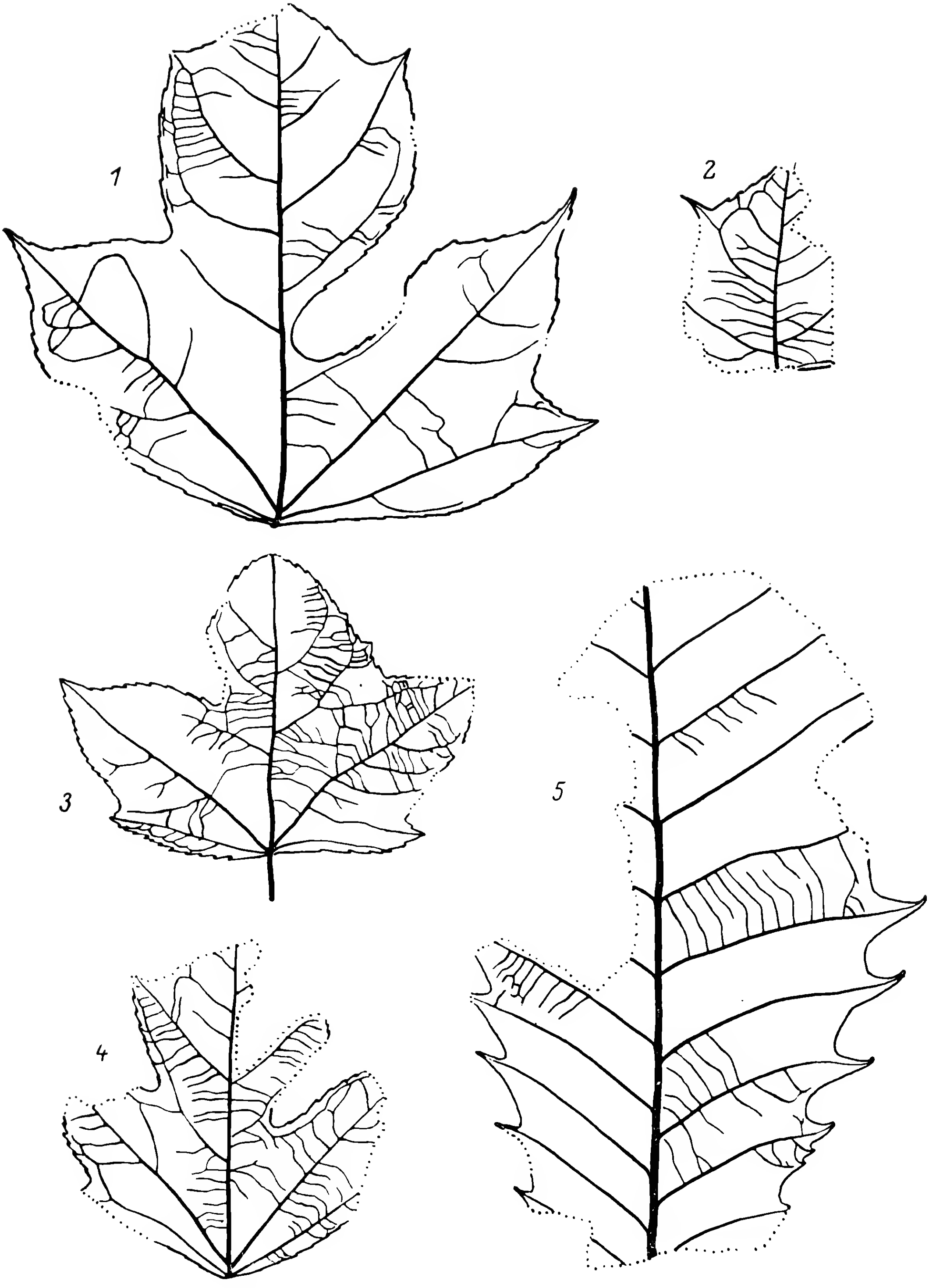


Рис. 3.

1—4 — *Palaeokalopanax kamtschatica* (*1* — отп. 1/151, голотип; *2* — отп. 1а/1; *3* — отп. 1/150; *4* — отп. 1/82); *5* — *Castanea kamtschatica*, отп. 1б/70, голотип.

Местонахождение. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, средняя (безугольная) подсвита; верхний эоцен.

Quercus bozhedomovii Fotjan. sp. nov.

(рис. 1, *1*; рис. 4, *1*, *5*)

Голотип. Экз. 1/13, коллекция № 3862, ПИН АН СССР, г. Москва. Отпечаток листа. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, у мыса Божедомова; иргирнинская свита, нижняя (угленосная) подсвита; верхний эоцен, рис. 1, *1*; рис. 4, *1*, *5*.

Материал. Один отпечаток листа без основания.

Описание. Лист эллиптический, длиной около 16, шириной около 8.5 см. Основание не сохранилось, верхушка округлая. Край крупнозубчатый. Зубцы высотой до 1.0, при основании около 2 см, закругленно-треугольные. На внешней стороне отдельных зубцов намечается едва выраженный зубчик. Наиболее крупные зубцы расположены в средней части листа. Вторичные жилки редкие, около 10 пар, прямые. Третичные жилки прямые или волнисто изогнутые, не очень частые, в зубцах образуют многочисленные петли, идущие вдоль их края.

Сравнение. Сходен с *Q. kodorica* Kolak. из плиоценовой флоры Кодора (Колаковский, 1964); отличается меньшим числом вторичных жилок, укороченной округлой верхушкой и закругленно-клиновидной формой бухт между зубцами. От *Q. furuhjelmii* Heer отличается эллиптической формой листа, меньшим числом вторичных жилок, крупными закругленно-треугольными зубцами края, укороченной округлой верхушкой. Наиболее близкими современными аналогами *Q. kodorica* Kolak. являются *Q. dentata* Thunb. и *Q. harwissiana* Stev. (Колаковский, 1964).

Местонахождение. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, нижняя (угленосная) подсвита, верхний эоцен.

Carya ezoensis Tanai

(рис. 1, *10*; рис. 2, *4*, *7*)

Carya ezoensis Tanai, 1970, p. 464, pl. 6, fig. 1, 3, 4; pl. 15, fig. 7.

Голотип. Экз. 25 095. Хранится в Палеонтологическом музее университета Хоккайдо, г. Саппоро, Япония. О. Хоккайдо, угольный бассейн Кюсиро, местонахождение Окоцу Пит, формация Харутори, верхний? эоцен; Tanai, 1970, l. c., pl. 6, fig. 1.

Материал. 5 отпечатков неполных листочков хорошей сохранности.

Сравнение. Близок позднеолигоценовому? казахстанскому виду *C. tomentosifolia* Iljinskaja (Криштофович и др., 1956), сближаемому автором вида с современным *C. tomentosa* Nutt., распространенным в южных районах приатлантических штатов Северной Америки. Рассматриваемый вид от обоих видов отличается пильчатым краем листа и заостренными бухтами между ними. Напоминает *C. libbeyi* (Lesq.) MacGinitie из слоев Флориссан, штат Колорадо (MacGinitie, 1953); отличается отчетливо выраженным многократным вильчатым ветвлением окончаний прямых вторичных жилок.

Распространение. Верхний? эоцен. О. Хонсю, формация Харутори. Верхний эоцен. П-ов Камчатка, иргирнинская свита, средняя (безугольная) подсвита.

Местонахождение. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, южнее мыса Божедомова; иргирнинская свита, средняя (безугольная) подсвита; верхний эоцен.

Palaeokalopanax Fotjan. gen. nov.

Типовой вид. **Palaeokalopanax kamtschatica Fotjan. sp. nov.**

Диагноз. Листья изменчивой формы — от цельных через лопастные и двулопастные до раздельных и двураздельных пальчатых, с резко несимметричными бухтами между лопастями, число которых от 3 до 5. Базальные жилки отходят чуть выше основания; нижняя пара значительно более слабая. Третичные жилки очень частые, многократно ломано изогнутые и ветвящиеся; в средней части листа (вдоль главной жилки) они почти перпендикулярны главной жилке.

Состав рода. Типовой вид.

Сравнение. Наиболее близок к роду *Kalopanax* Miq., но четко обособлен благодаря несимметричным листьям, характеру третичного жилкования и отхождению базальных жилок выше основания листа. Сходен с родом *Dendropanax* Decne. et Planch., но имеет пильчатый край и иной характер третичного жилкования. Сходен с родом *Broussonetia* L'Hér., но отличается несимметричной листовой пластинкой и характером зубчатости.

Palaeokalopanax kamtschatica Fotjan. sp. nov.

(рис. 2, *6*, *9*, *11*; рис. 3, *1—4*; рис. 5, *1—4*)

Голотип. Экз. 1/151, коллекция № 3862, ПИН АН СССР, г. Москва. Отпечаток цельного листа без кончика центральной лопасти. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, у мыса Божедомова; иргирнинская свита, нижняя (угленосная) подсвита; верхний эоцен, рис. 2, *11*; рис. 3, *1*.

Материал. 25 отпечатков цельных листьев и несколько фрагментов листьев хорошей сохранности.

Описание. Листовая пластинка чрезвычайно изменчивой формы — от цельной с крупными зубцами вместо лопастей (рис. 3, *2*) через лопастные и двулопастные формы (рис. 5, *1*, *3*, *4*) до раздельных и двураздельных пальчатых. Высота листьев 4.5—12, ширина — 3.5—13 см. Число лопастей от 3 до 5; в трехлопастных листьях вместо нижней пары лопастей развиты крупные зубцы.

Центральная лопасть резко несимметричная от закругленно-треугольной до изометричной с двумя крупными боковыми зубцами, переходящими на некоторых экземплярах в лопасти. Основание центральной лопасти от почти симметричного до резко несимметричного, верхушка острая.

Боковые лопасти округло-треугольные, иногда с параллельными краями и треугольной вершиной (рис. 5, *4*), с дополнительными крупными зубцами и без них.

Жилкование пальчатое. Центральная жилка наиболее мощная. Нижняя пара боковых жилок наиболее слабая и отходит в 1—2 мм от основания пластинки; следующая пара боковых жилок более мощная, чем нижняя, и отходит в 3—5 мм от основания листа.

Третичные жилки очень частые, многократно ломано изогнутые и ветвящиеся; в средней части листа (вдоль главной жилки) они почти перпендикулярны главной жилке. Край листа пильчатый; зубчики острые, иногда крючковато загнутые к пластинке листа. Листья с черешком длиной до 2.0 см.

Сравнение. От позднеэоценового вида *Kalopanax n-suzuki* Wolfe et Tanai (Wolfe, Tanai, 1980) с Аляски, с которым сходен, отличается формой лопастей, характером вторичного и третичного жилкования. От широко распространенного в миоценовой флоре Японии и Корее *K. acerrifolia* (Nath.) Hu et Chaney (Tanai, Suzuki, 1965; Huzioka, Uemura, 1973) хорошо обособлен из-за несимметричной листовой пластинки, характера третичного жилкования и отхождения боковых жилок выше основания листа. Среди современных видов наиболее близок к *K. picta* (Thunb.) Nakai (острова Кюсю, Рюкю), но существенно отличается округлыми бухтами между лопастями, непостоянной степенью рассеченности листа, формой лопастей, характером третичного жилкования, отхождением вторичных жилок выше основания.

Местонахождение. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, у мыса Божедомова; иргирнинская свита; нижняя (угленосная) и средняя (безугольная) подсвиты; верхний эоцен.

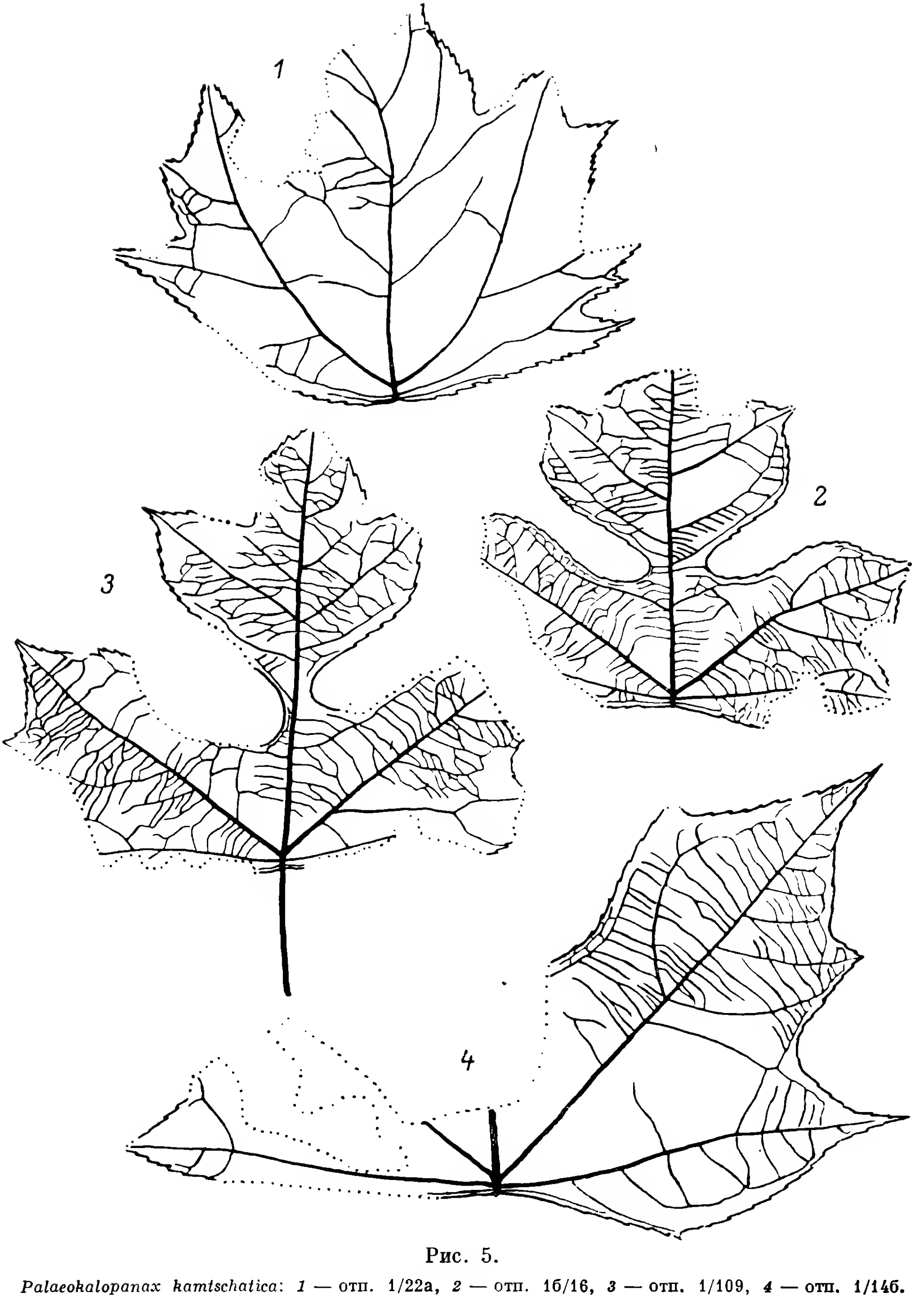


Рис. 5.

Palaeokalopanax kamtschatica: *1* — отп. 1/22а, *2* — отп. 1б/16, *3* — отп. 1/109, *4* — отп. 1/14б.

Dicotylophyllum irgirnense Fotjan. sp. nov.

(рис. 1, *5—6*; рис. 2, *8*, *10*)

Голотип. Экз. 1б/11, коллекция № 3862, ПИН АН СССР, г. Москва. Отпечаток листочка? Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, у мыса Божедомова, иргирнинская свита, верхний эоцен; рис. 1, *6*; 2, *8*, *10*.

Материал. 5 неполных? листочков.

Описание. Листовая пластинка продолговато-эллиптическая или продолговато-яйцевидная с соотношением длины к ширине соответственно 10 : 3—10 : 4, длиной около 6—8, шириной 1.4—2.3 см. Основание неравнобокое округлое или клиновидное, верхушка постепенно заостренная. Край листочка зубчатый. Зубцы низкие, округленно-клиновидные. Листочки резко неравносторонние: ширина одной половины меньше другой в два-три раза. Жилкование перистое, слегка несимметричное: жилки в более узкой половине листочка отходят под меньшим углом по сравнению с более широкой половиной. Вторичных жилок, образующих угловато-изогнутые петли, близко примыкающие к краю пластинки, около 11—15 пар.

Замечания. По ряду признаков вид сходен с различными видами разных родов: с *Juglans rupestris* Engelm., *Ungandia speciosa* Endl., а также видами родов *Rhus* и *Sapindus*.

Местонахождение. Северо-западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, нижняя (угленосная) и средняя (безугольная) подсвиты; верхний эоцен.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова А. Н., Козяр А. А. Палеоботанические данные к расчленению палеоген-неогеновых отложений юго-запада Сибирской платформы. — В кн.: Палеоген и неоген Сибири. Новосибирск: Наука, 1978, с. 136—149. — *Баранова Ю. П., Карташова Г. Г., Конищев В. Н.* Континентальный палеоген и неоген Севера средней Якутии. — В кн.: Континентальные третичные толщи северо-востока Азии (стратиграфия, корреляция, палеоклиматы). Новосибирск: Наука, 1979, с. 7—21. — *Баскакова Л. А., Громова Н. С.* Биостратиграфическое расчленение угловского горизонта по палинологическим данным. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 109—114. — *Братцева Г. М.* Палинологические исследования верхнего мела и палеогена Дальнего Востока: Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 207. М.: Наука, 1969, с. 1—56. — *Братцева Г. М.* Палинологическая характеристика неогеновых отложений Камчатки. — В кн.: Палинология в СССР. М.: Наука, 1980, с. 91—92. — *Брутман Н. Я.* Палиностратиграфическая зональность и пыльца *Tsuga* в неогеновых разрезах Сахалина. XIV Тихоокеанский научный конгресс, комитет В, секция В III, подсекция Кайнозой: Тез. докл., т. 2. М.: ВИНИТИ, 1979, с. 32. — *Буданцев Л. Ю.* Раннепалеогеновые флоры северо-востока СССР и их стратиграфическое положение. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979а, с. 92—102. — *Буданцев Л. Ю.* Находка пальмы *Sabal* в эоценовых отложениях Северо-Западной Камчатки. — Бот. журн., 1979б, т. 64, № 12, с. 1777—1783. — *Григоренко Ю. Н., Буданцев Л. Ю., Устинов Н. В.* Вопросы стратиграфии палеоцен-эоценовых отложений Западной Камчатки. — В кн.: Кайнозой Дальневосточных регионов СССР: Тр. ВНИГРИ. Л., 1978, с. 81—97. — *Девятилова А. Д., Волобуева В. И.* Атлас фауны палеогена и неогена Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1981. 220 с. — *Ефимова А. Ф.* Лист пальмы из третичных отложений Пенжинской губы. — Палеонт. журн., 1961, № 4, с. 170—171. — *Жарикова Л. П., Казанцев А. С., Минюк П. С., Савченко А. Г.* Новые сведения по стратиграфии кайнозоя восточной части Приморской низменности. — В кн.: Сб. научных трудов: Геология кайнозоя Якутии. Якутск: Якутский филиал СО АН СССР, 1982, с. 28—33. — *Жилин С. Г.* Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука, 1974. 122 с. — *Ильинская И. А.* О сменах флор в Зайсанской впадине с конца верхнего мела до конца миоцена. — ДАН СССР, 1962, т. 146, № 6, с. 1408—1411. — *Карташова Г. Г.* Флора и растительность палеогена и неогена Приморской низменности. — В кн.: Кайнозой Северо-Востока СССР. Магадан: Северо-Восточный КНИИ ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 43—46. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора. Сухумский бот. сад, монографии, вып. 1. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1964. 210 с. — *Колаковский А. А.* *Quercus kodorica* Kolak. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 96. — *Колаковский А. А., Ратиани Н. К.* Плиоценовая флора Малых Ширак. — Тр. Сух. бот. сада, 1967, вып. 16, с. 30—72. — *Корнилова В. С.* Итоги изучения олигоценовой флоры Тургая. — Тр. Ин-та ботан. АН КазССР, т. 3. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956, с. 59—101. — *Криштофович А. Н.* Развитие ботанических провинций Евразии с конца мелового периода и связь их с современным распределением растительности: Тез. докл. — В кн.: Материалы I Всес. геогр. съезда, вып. 1. Л., 1933, с. 74. — *Криштофович А. Н.* Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. — Сов. бот., 1936а, № 3, с. 9—24. — *Криштофович А. Н.* Основные пути развития флоры Азии. — Учен. зап. ЛГУ, сер. геол.-почв.-геогр., 1936б, № 9, вып. 2, с. 95—113. — *Криштофович А. Н.* Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. — В кн.: Сб., посвященный памяти акад. А. В. Фомина. Киев: Изд-во АН УССР, 1938, с. 73—105. — *Криштофович А. Н.* Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы: Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 2. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1946, с. 21—86. — *Криштофович А. Н.* Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. — Вопр. геол. Азии, 1955, т. 2, с. 824—844. — *Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К.* и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1956, сер. 8, вып. 1, 179 с. — *Кулькова И. А.* Палинологические исследования эоценовых отложений Яно-Индигирской низменности. Новосибирск: Наука, 1973. 116 с. — *Погожев А. Г., Голяков В. И., Арсанов А. С.* Стратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Восточного побережья Пенжинской губы. — В кн.: Геология Корякского нагорья. М.: Госнаучтехиздат, 1963, с. 122—132. — *Тахтаджян А. Л.* Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1217—1230. — *Федоров Ал. А.*, *Кирпичников М. Э.*, *Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л.: Наука, 1956. 304 с. — *Фотьянова Л. И.*, *Серова М. Я.* Биостратиграфия палеогена северо-западной Камчатки (бухта Подкагерная). — Изв. АН СССР, сер. геол., 1983, № 9, с. 65—72. — *Фрадкина А. Ф.*, *Труфанов Г. В.*, *Вакуленко А. С.* Эоцен Новосибирских островов. — В кн.: Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1979, с. 22—30. — *Юрцев Б. А.* Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных. — В кн.: Берингия в Кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 101—120. — *Grechin V. I.* Oligocene ice-marine deposita of the Utkholok formation of Western Kamtschatka (USSR). — In: Hamprey M. J., Harland W. B. (Eds.). Earth's pre-Pleistocene Glacial Records. Cambrige: Cambrige Univ. Press., 1981, 1004, p. 258—260. — *Hu H. H.*, *Chaney R. W.* A miocene flora from Shantung province, Chine. — Carnegie Inst. Wash. Publ., 1940, N 507. Washington, D. C., p. 1—147. — *Huzioka K.*, *Uemura K.* The Late Miocene Miyata Flora of Akita Prefecture, Northeast Honshu, Japan. — Nat. Sci. Mus. Bul., 1973, vol. 16, N 4, p. 661—738. — *MacGinitie N. D.* Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. — Carnegie Inst. Wash. Publ., 1953, N 599. Washington, D. C., p. 1—198. — *Onoe T. A.* Middle miocene flora from Ogunimachi, Yamagata prefecture, Japan. — Geol. Surv. Japan, Rep., 1974, N 253, p. 1—64. — *Shackleton N. J.*, *Kennett J. P.* Late Cenozoic oxygen and carbon isotopic change at DSDP, site 284: implications for glacial history of the northern hemisphere and Antarctica. — In: Initial Reports of the DSDP, 29. U. S. Government Printing Office. Washington, 1975, p. 801—807. — *Tanai T.* The oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. J. ser. IV, Geol. a. Mineral., 1970, vol. 14, N 4, p. 383—514. — *Tanai T.*, *Suzuki N.* Late tertiary floras from northeastern Hokkaido. — Palaeontol. Soc. Japan, Special Paper, 1965, N 10, 117 p. — *Wolfe J. A.* Tertiary plants from Cook Inlet region, Alaska. — U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, Washington, 1966, N 398-B, p. B1—B32. — *Wolfe J. A.*, *Tanai T.* The miocene Seldovia Point flora from Kenai group, Alaska. — U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, Washington, 1980, N 1105, p. 1—52.

Палеонтологический институт АН СССР,
Москва.

Получено 11 I 1983.

SUMMARY

The paper considers two Late Eocene floras from old Beringia, Irgirnian flora from northwestern Kamchatka and its analogue on Alaska Seldovia Point flora. Both floras are related to the preturganian stage of flora establishment in Asia and North America.

ТОМ 69 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1984, № 4

УДК 581.524.44 : 581.524.12

К. А. Куркин

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КОНКУРЕНЦИЯ. СИСТЕМНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ПАРАМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

K. A. KURKIN. PHYTOCOENOTIC COMPETITION. SYSTEMIC FEATURES AND CHARACTERISTICS OF THE PARAMETERS

Фитоценотическая конкуренция—интегральный механизм саморегуляции с отрицательной обратной связью, стабилизирующий плотность фитоценозов. В ней участвуют все виды, конкурируя за весь комплекс ресурсов среды. При этом создается особая «конкурентная среда», режим и стратификация которой подлежат исследованию.

Режим фитоценотической конкуренции характеризуется дефицитом ресурсов, создаваемым (или усугубляемым) поглотительной деятельностью фитоценоза как целого. Конкурентная способность ценопопуляций—интеграл их конкурентной мощности, толерантности и реактивности. Выявлены методы определения параметров режима и стратификации фитоценотической конкуренции, а также мощности и толерантности растений и ценопопуляций в конкуренции за свет и основные почвенные ресурсы (азот, фосфор, калий, а также влага и кислород).

Наличие конкуренции — одно из системных качеств, отличающее фитоценозы от открытых группировок растительности (Норин, 1979; Александрова, 1981). Конкуренция в фитоценозах составляет основной механизм их системной организации (Александрова, 1961; Куркин, 1973, 1976), поэтому в основе фитоценологии как науки должна лежать теория конкуренции. Однако пока этого нет. Более того, наметилась тенденция вообще уклоняться от анализа сущности и механизмов фитоценотической конкуренции, заменяя его применением таких «нейтральных» терминов, как «интерференция» (Харпер, 1964), «аллелосполия» (Быков, 1967), «распределение» (Ипатов, Кирикова, 1980) и др.

Фитоценотическая конкуренция — это режим дефицита вещественно-энергетических ресурсов, создаваемый поглощением их всей совокупностью включенных в фитоценоз особей и ценопопуляций, а также обратное воздействие, которое этот режим дефицита ресурсов на них оказывает (Куркин, 1976). Режим фитоценотической конкуренции представляет собой универсальный механизм саморегуляции с отрицательной обратной связью, стабилизирующий плотность и ценотическую замкнутость фитоценозов (Александрова, 1961; Марков, 1976; Куркин, Матвеев, 1981). Механизм этот в сущности прост. Нарастание мощности и плотности фитоценоза[1] за счет роста и размножения включенных в него растений усиливает давление фитоценотической конкуренции, замедляя процессы роста и размножения. И, наоборот, изреживание растений в фитоценозах в порядке той же отрицательной обратной связи стимулирует процессы роста и размножения уцелевших растений (а также процессы инвазий извне) и таким образом приводит к восстановлению нарушенной плотности фитоценозов (Куркин, 1973; 1976; Куркин, Матвеев, 1981).

Отличие фитоценотической конкуренции от зооконкуренции

Неудовлетворенность фитоценологов термином «конкуренция» в значительной мере определяется тем, что его трактовки разрабатывались в основном зоологами применительно к особенностям своих объектов, поэтому неудивительно, что общепринятые определения конкуренции фактически не соответствуют особенностям, которыми в действительности характеризуется фитоценотическая конкуренция.

---

[1] Как было показано нами (Куркин, 1977), понятие мощности и плотности приложимо не только к ценопопуляциям, но и к фитоценозам.

Чтобы показать сущность современных представлений зоологов о конкуренции, приведем несколько типичных для них определений. По Ю. Одуму (1975: 276), «конкуренция — это взаимодействие двух организмов, стремящихся к одному и тому же». По Р. Дажо (1975: 178), «межвидовой конкуренцией называют активный поиск представителями двух или нескольких видов одних и тех же пищевых ресурсов среды обитания». Р. Риклефс (1979: 396) конкуренцию определяет как «использование какого-либо ресурса одной особью, снижающее доступность этого ресурса для других особей». Наконец, Р. Уиттекер (1980 : 29) под конкуренцией понимал ситуацию, «при которой для двух особей или для двух видовых популяций не имеется достаточного количества ресурса среды». Для всех этих определений характерно стремление предельно упростить понятие конкуренции, свести ее к конфликту «двух» за «один» и тот же ресурс. Такое упрощенное определение соответствует математической модели конкуренции в форме двух дифференциальных уравнений Лотки—Вольтерры. Вместе с тем оно в общем более или менее отвечает тем реальным ситуациям, которые складываются в мире животных. Дело в том, что для них в целом характерна узкая специализация по экологическим нишам (Василевич, 1979). В результате этого межвидовая конкуренция у них нередко может быть сведена к состязанию двух видов за один ресурс.

Специфика ситуаций, при которых происходит конкуренция между растениями в фитоценозах (в отличие от конкурентных ситуаций у животных), впервые четко и ясно сформулирована В. И. Василевичем (1966, 1979, 1982). Выдвинутые им положения могут, на наш взгляд, быть сведены к следующему. Во-первых, неоспоримо, что для растительного покрова в целом характерны многовидовые растительные сообщества (фитоценозы) автотрофов. Во-вторых, столь же неоспоримо, что всем автотрофам для их жизнедеятельности требуется по сути дела один и тот же комплекс ресурсов среды.[2] В-третьих, из сходства потребностей автотрофов следует сходство их конкурентного воздействия: оно неспецифично и сводится прежде всего к редукции комплекса тех вещественно-энергетических ресурсов, за которые идет конкуренция в фитоценозах (Василевич, 1966, 1979, 1982). И, наконец, в-четвертых, у растений в фитоценозах благодаря их малой подвижности конкурентное исключение в той или иной мере дополняется пространственным исключением (Василевич, 1972, 1979). К этому следует добавить еще пятую особенность, отмеченную С. Дональдом (1964). Она сводится к тому, что в отличие от зооконкуренции у растений конкуренция в фитоценозах идет не только на уровне особей и популяций, но также и на уровне отдельных органов (листьев, корней, побегов).

Режим многофакторной конкуренции в фитоценозах

Основная трудность познания фитоценотической конкуренции состоит в том, что, с одной стороны, она представляет собой сложный многофакторный процесс, который в целях познания целесообразно расчленить на «элементарные» процессы конкуренции за отдельные факторы — ресурсы, а с другой — это целостный процесс, для познания механизмов которого необходим системный синтез элементарных процессов конкуренции на уровне особей и ценопопуляций. Данная статья посвящена первому аналитическому этапу познания фитоценотической конкуренции.

В эксперименте можно ослабить или даже почти полностью исключить конкуренцию за те или иные ресурсы, сконцентрировав ее на каком-либо одном ресурсе. Однако нельзя, как это делает М. Д. Корзухин (1974), принимать подобные экстремальные для фитоценозов ситуации в качестве типовых, модельных, нельзя экстраполировать закономерности, выявленные в фитоценотической конкуренции за один из факторов, на конкуренцию за другие факторы. Между тем модель однофакторной конкуренции с тем и принимается, чтобы свести многофакторную фитоценотическую конкуренцию к «конкуренции вообще», игнорируя специфику конкуренции в фитоценозе за различные факторы (ресурсы). Однако такая специфика имеется, причем не только процессуальная, но и результирующая. Так, если в конкурентном минимуме находятся элементы питания, и прежде всего азот, то надземные органы конкурентов в луговых фитоценозах «миниатюризируются». Напротив, при обилии влаги и элементов питания (прежде всего азота), когда конкуренция фокусируется на перехвате света, результат ее совершенно иной: не однотипная миниатюризация «голодающих», а резкая дифференциация : «грандизация» «сильных» за счет конкурентного исключения «слабых» (Титов, 1982, и др.).

---

[2] Эту особенность фитоценотической конкуренции отмечал также Д. Харпер (1964), согласно которому все зеленые растения питаются на одном и том же трофическом уровне и предъявляют более сходные (нежели животные) требования к условиям среды.

Кроме того, модель однофакторной конкуренции полностью игнорирует те системные взаимосвязи между конкуренцией за различные ресурсы, которые функционируют как на уровне фитоценоза в целом, так и на уровне отдельных растений.

На уровне фитоценоза усиление корневой конкуренции в почве, обусловленное дефицитом в ней NPK или влаги, вызывает непропорционально резкое ослабление конкуренции за свет, поскольку при этом у растений не только ослабляются ростовые процессы, но и происходит перераспределение пластических веществ в направлении преимущественного роста корневых систем за счет редукции роста надземного фотосинтезирующего аппарата. И, наоборот, ослабление корневой конкуренции в почве (например, при внесении NPK в сочетании с орошением) приводит к резкому усилению энергетической конкуренции (за свет), поскольку при этом у растений не только вообще усиливаются ростовые процессы, но и происходит перераспределение пластических веществ в сторону преимущественного роста надземных органов, конкурирующих за свет (Куперман, 1969; Хоанг Тьюнг, 1974; Титлянова, 1977; Куркин, 1980, и др.). Для отдельных растений усиление конкуренции за свет (затенение) связано с ослаблением их конкурентоспособности в отношении азота, поскольку приводит к их этиоляции и сопряженной с ней редукции корневых систем. В свою очередь усиление конкуренции за азот, тормозя рост надземных органов, уменьшает возможности растений конкурировать за свет (Дональд, 1964; Работнов, 1978).

Наконец, принятие модели однофакторной конкуренции может приводить к ложному выводу о том, что не только отдельные растения в фитоценозе, но и целые ярусы конкурентно не связаны друг с другом. Например, имея в виду только конкуренцию за свет, утверждают, что в лесу деревья и травы не конкурируют друг с другом, поскольку их фотосинтезирующие органы находятся в разных слоях (Ипатов, Кирикова, 1980). Однако если иметь в виду конкуренцию за весь комплекс ресурсов, то, например, в лесу травы не будучи в состоянии конкурировать с древостоем за свет в почве являются для него мощными конкурентами, перехватывающими влагу осадков и азот. Особенно сильными конкурентами они являются для всходов и подроста древесных (Лащинский, 1981, и др.), поэтому необходимо согласиться с Василевичем (1979) в том, что практически все виды в фитоценозах в той или иной степени и форме конкурируют друг с другом за весь комплекс ресурсов среды.

Общепринято введенное еще Ч. Дарвином разделение конкуренции на внутривидовую и межвидовую. Однако в многовидовых фитоценозах оба эти типа конкуренции разграничить трудно и не всегда целесообразно. Что касается внутривидовой конкуренции, то во многовидовых ценозах она ослабляется тем, что особи каждого вида в той или иной степени изолированы друг от друга особями других видов. Вычленить в фитоценозах межвидовую конкуренцию также не всегда удается, поскольку, например, для всходов и подроста не имеет существенного значения, кем обусловлено их конкурентное подавление — взрослыми особями своего или других видов (Быков, 1957; Титов, 1982); по сути дела они конкурентно подавляются фитоценозом как целым, и прежде всего его господствующим ярусом.

Рассмотрим теперь более подробно отношения между ярусами в многоярусном фитоценозе. Как именовать те совершенно очевидные связи между ярусами, которые сводятся к ярусному перехвату в надземной сфере света, а в подземной — влаги осадков и элементов питания? Предлагается именовать их трансформацией, или средообразованием (Ипатов, Кирикова, 1980). С этим нельзя не согласиться. Но следует согласиться и с тем, что при этом мы имеем дело с конкурентной трансформацией, с конкурентным средообразованием. Ведь и сущность конкуренции, и сам ее механизм как раз и сводятся к перехвату ресурсов. При этом между растениями одного яруса имеет место взаимоперехват ресурсов, а между растениями разных ярусов — односторонний перехват его «господствующим» ярусом у «подчиненного». Между этими своего рода экстремальными ситуациями в фитоценозах можно найти всю гамму переходных. Так, например, в древесном ярусе можно выделить классы Крафта, между которыми конкурентные отношения носят характер переходный от взаимоперехвата света к его одностороннему перехвату.

Таким образом, в фитоценозах за счет как внутриярусных взаимоперехватов, так и межъярусных односторонних перехватов всех ресурсов экотопа создается особая конкурентная среда, которая представляет собой отрицательную составляющую формируемой фитоценозом «фитосреды».

Такого рода понимание конкуренции в фитоценозах не является новым. Например, Б. А. Быков (1957: 216) писал, что «в основе конкуренции лежит влияние организмов друг на друга посредством преобразованной ими среды». Е. М. Лавренко (1959: 18) отмечал, что «конкурентные взаимоотношения так же универсальны, как и средообразующие. Эти две непрямые формы взаимоотношений между сообитателями фитоценозов нередко с трудом отделимы друг от друга и в природе всегда взаимно переплетаются». Ф. Милторп (1964: 413) под конкуренцией в фитоценозах понимал явление угнетения роста растений, возникающее вследствие «локальных изменений среды под влиянием окружающих растений». С. А. Маркова (1965) усматривала в фитоценозах отрицательное взаимосредообразование, порождающее конкуренцию за свет и питательные вещества почвы.

С учетом вышеизложенного исследование фитоценотической конкуренции необходимо начинать с разработки методики измерения той «конкурентной среды», которая создается жизнедеятельностью фитоценоза как целого.

Параметры режима фитоценотической конкуренции («конкурентной среды»)

В. В. Мазинг (1980) справедливо отметил, что количественно «сила» конкуренции трудно поддается учету или измерению. Можно сказать и более категорично: при несистемном подходе фитоценотическая конкуренция вообще «неуловима», поскольку она представляет собой систему обратных связей, порождаемых процессами поглощения ресурсов (Куркин, 1976), поэтому системный анализ режима конкуренции в фитоценозах должен фокусировать свое внимание не на процессе поглощения ресурсов, а на обратном воздействии их дефицита. Где нет дефицита ресурсов — там нет конкуренции!

При обильном поступлении тех или иных ресурсов их дефицит создается их интенсивным поглощением конкурентами. Напротив, при скудном поступлении ресурсов их дефицит лишь усугубляется конкуренцией.

Поглощаемые фитоценозом ресурсы среды можно разделить на энергетические и вещественные. Энергетические ресурсы (солнечный свет) поглощаются в надземной сфере, вещественные — в подземной.

Параметры режима конкуренции за свет в принципе доступны прямому измерению. Можно измерить создаваемый фитоценозом как целым максимальный дефицит света (у поверхности почвы). В принципе можно также измерить и дефицит света, создаваемый верхним ярусом по отношению к нижележащим. Однако в луговых фитоценозах подобные непосредственные измерения вызывают значительные методические трудности. В этих фитоценозах целесообразно непосредственные измерения параметров конкуренции за свет сочетать или даже заменять индикаторными измерениями соответствующих фитопараметров (Куркин, 1976, 1980). В качестве таких «сциометрических» фитопараметров мы использовали сумму проективных покрытий верхних ярусов. В полидоминантных луговых фитоценозах с неясно выраженной ярусностью степень затенения листового аппарата того или иного вида (или его возрастного блока) оценивалась суммой проективных покрытий тех видов (или возрастных блоков), у которых высота вегетативных (листоносных) побегов была больше, чем у рассматриваемого вида или возрастного блока (Куркин, 1976).

Что касается дефицита почвенных ресурсов, то легче всего определить дефицит влаги в почве. Он хорошо оценивается процентом содержания в почве доступной влаги. Можно принять, что при влажности почвы выше влажности замедления роста (ВЗР) дефицит отсутствует, т. е. конкуренция за влагу прекращается. Именно такой режим влажности поддерживается при орошении лугов. Однако ВЗР является величиной, физиологически обусловленной и потому весьма лабильной. Она зависит, как показали наши исследования, и от состояния растений, и от фазы их развития, и от уровня их азотного питания, и от метеоусловий (Куркин, 1974; Куркин и др., 1975), поэтому в качестве рубежа между наличием и отсутствием в почве конкуренции за влагу проще использовать значение влажности разрыва капилляров (ВРК), которая в среднем близка ВЗР, но определяется только свойствами почвы и потому может рассматриваться как относительно стабильная. Ориентировочно (Ревут, 1964)

$$\text{ВРК} = \frac{\text{полная влагоемкость (ПВ)} + \text{влажность завядания (ВЗ)}}{2}.$$

Поскольку с глубиной насыщенность почвы корнями резко убывает, для оценки напряженности конкуренции за влагу решающее значение имеет содержание (в процентах) доступной влаги в верхних горизонтах, а в общем случае — в слое, где сконцентрирована основная масса (90%) поглощающих корней.

Для оценки напряженности конкуренции за Р и К вполне пригодны определения содержания подвижного фосфора и обменного калия в верхнем слое почвы. В настоящее время установлены оптимальные уровни их содержания в слое почвы 0—5 см: для лугов с дерново-подзолистыми суглинистыми почвами — 15—20 мг P_2O_5 и 13—15 мг K_2O на 100 г почвы; для лугов с дерново-подзолистыми супесчаными почвами — соответственно 8—10 и 6—8 мг; для пойменных лугов с тяжелосуглинистыми почвами — 8—10 и 12—14 мг; для лугов на низинных осушенных торфяниках — 25—30 мг P_2O_5 и K_2O на 100 г почвы (Мельничук, Панферов, 1972; Медведева, Николаевская, 1978; Стариков, Бублик, 1980). При содержании доступных форм Р и К выше этих уровней конкуренция за них практически отсутствует. И, наоборот, чем их содержание ниже этих уровней, тем острее конкуренция за них. Обострение конкуренции за Р и К можно вызвать экспериментально — односторонним внесением высоких доз азотных удобрений (Панферов, 1974, и др.).

Наибольшие трудности представляет оценка напряженности конкуренции за азот. Это определяется прежде всего тем, что доступный растениям азот имеется в почвах в двух основных формах: нитратной, находящейся целиком в почвенном растворе, и аммонийной, которая, напротив, в основном поглощена почвенными частицами (Петербургский, 1954, 1957, 1981; Рассел, 1955; Арефьева, Колесников, 1964; Куркин, 1976, и др.). Доступность растениям поглощенного почвой аммония много ниже, чем нитратов: наличие даже значительных количеств первого еще не означает хорошей обеспеченности азотом (Петербургский, 1957; Возбуцкая, 1964; Куркин, 1966, 1976, и др.). В то же время нитратный азот в почве под растительностью, как правило, не обнаруживается (или обнаруживается лишь в незначительных количествах) не только при низком, но даже и при явно высоком уровне нитратного питания. Это связано прежде всего с тем, что нитраты интенсивно поглощаются фитоценозом по мере своего образования в почве. Даже после внесения с удобрениями больших доз нитратов они быстро исчезают из почвы, аккумулируясь в тканях растений (при благоприятных условиях увлажнения), поэтому под луговыми фитоценозами острая конкуренция за нитраты более или менее стабильна и независима от уровня нитратного питания. Вследствие этого лишь сами фитоцено зы, непрерывно поглощающие нитраты, своим видовым составом, жизненным состоянием нитратофилов, содержанием нитратов в их тканях, и, наконец, количеством азота, выносимого с урожаями надземной массы, могут дать правильную информацию об уровне нитратного питания (Куркин, Тихоненко, 1958; Куркин, 1964, 1976; Карпов, 1962; Работнов, 1979). Наличие свободных нитратов в почве под растительностью свидетельствует о практическом отсутствии в данный момент конкуренции за азот.

Параметрические характеристики конкурентной способности растений и ценопопуляций

Термин «конкурентная способность» (конкурентноспособность, конкурентоспособность) широко используется в геоботанической литературе, причем обычно без пояснений и уточнений — как нечто само собой разумеющееся. В. Д. Лопатин (1973) сформулировал обычно подразумеваемый смысл конкурентной способности и на основе этого разработал способ ее количественного измерения. По Лопатину (1973: 841), «конкурентноспособность это способность вида устойчиво удерживаться в фитоценозе без прогрессирующего снижения обилия». Соответственно этому «степень или величина конкурентноспособности оценивается его относительным обилием и устойчивостью». Такой чисто феноменологический подход к определению конкурентной способности при всей его ценности не идет дальше фиксации фактов, не позволяет выявить скрывающиеся за ними закономерности и механизмы, не дает оснований для экстраполяций.

Конкурентная способность — величина комплексная, многокомпонентная, сложная. Она определяется, во-первых, конкурентной мощностью (виолентностью), т. е. способностью вида (ценопопуляции) сдерживать или даже подавлять и вытеснять конкурентов перехватом ресурсов; во-вторых, конкурентной толерантностью (ценопатиентностью), т. е. способностью существовать и возобновляться в условиях режима фитоценотической конкуренции; в-третьих, экотопической толерантностью (экопатиентностью), т. е. способностью произрастать в условиях данного экотопа, и, в-четвертых, ценотической реактивностью (эксплерентностью), т. е. способностью к разрастанию при нарушении конкурентного режима замкнутости (Раменский, 1952; Куркин, 1968а; Смирнова, Чистякова, 1980).[3] Поскольку в фитоценозах конкурентное исключение дополняется пространственным, в параметрическую характеристику конкурентной способности вида необходимо включить также и долголетие: чем дольше особи вида, «заняв место», способны удерживать его за собой, тем выше их конкурентная способность (Смирнова, Чистякова, 1980).

Составляющие конкурентоспособности видов имеют различное отношение к процессу фитоценотической конкуренции. Так, экотопическая толерантность с конкуренцией вообще не связана и является лишь необходимой предпосылкой для проявления конкурентоспособности вида в условиях данного экотопа. Высокая ценотическая реактивность (эксплерентность) обычно является своего рода компенсацией для видов с малой конкурентной мощностью и низкой конкурентной толерантностью. Таким образом, с процессом конкуренции непосредственно связаны лишь конкурентная мощность и конкурентная толерантность. В. С. Ипатов и Л. А. Кирикова (1980: 473) именуют их соответственно конкурентной силой и конкурентной выносливостью. При этом конкурентную силу (т. е. конкурентную мощность) они определяют как «уровень потребления веществ и энергии», а конкурентную выносливость (т. е. конкурентную толерантность) — «как минимальный уровень потребления, ниже которого следует гибель растений». Последнее определение возражений не вызывает, но первое требует корректив. В конечном счете конкурентная мощность определяется не уровнем, а полнотой потребления (перехвата) ресурсов, т. е. тем дефицитом ресурсов, который в результате их потребления создается для конкурентов.

---

[3] О. В. Смирнова и А. А. Чистякова (1980) рассматривают конкурентоспособность как синоним конкурентной мощности, противопоставляя ей конкурентную толерантность. Однако в этом случае возникает необходимость «изобретения» нового термина вместо термина «конкурентоспособность» в общепринятом его понимании.

На первый взгляд, этому противоречит высокая конкурентная мощность нитратофилов при обильном азотном питании (Куркин, Тихоненко, 1958; Куркин, 1964, 1976; Работнов, 1979, и др.). Ближайшее рассмотрение, однако, показывает, что нитратофилы при обилии азота, интенсивно поглощая его, резко увеличивают мощность своих побегов и, затеняя конкурентов, создают для них конкурентный минимум освещенности. Таким образом, и в данном случае высокая конкурентная мощность в конечном счете определяется не высоким уровнем потребления (азота), а полнотой потребления (света). При этом имеет значение полнота потребления ресурсов не только в пространстве, но и во времени. Так, например, ежа сборная (Дединовская 4) при орошении и внесении высоких доз NPK интенсивно растет (и отрастает после укосов) в течение всего летнего периода (Куркин, Богатырева, 1982). Именно поэтому этот вид в травосмесях быстро вытесняет все другие виды (сорта), замедляющие рост во второй половине лета и попадающие в связи с этим «под полог» ежи. И, наоборот, бекмания обыкновенная, которая после скашивания вообще не отрастает, переходя в состояние летнего полупокоя (Куркин, 1971), весьма быстро и полно вытесняется из травосмесей другими видами трав (Куркин, Бобнева, 1968).

Поступление большинства ресурсов, за которые идет конкуренция в фитоценозах, имеет характер потоков, направленных в основном радиально (вертикально). Таковы падающая солнечная радиация, проникновение в почву и влаги осадков, и кислорода воздуха, и элементов минерального питания (как образующихся при разложении растительного опада, так и вносимых поверхностно с удобрениями). В связи с этим конкурентная мощность растений в значительной мере предопределяется положением их поглощающих органов в «конкурентной лестнице» фитоценоза,[4] т. е. их ярусным положением. Так, у луговых злаков высота побегов является тем параметром, который хорошо отражает их мощность в конкуренции за свет (Куркин, 1976). Но если в конкурентной лестнице поглощения света первую ступень занимают наиболее высокорослые растения, входящие в верхний ярус, то в конкурентной лестнице поглощения почвенных ресурсов «привилегированное положение» занимают растения, имеющие наиболее поверхностную поглощающую систему (прежде всего лишайники и мхи, затем дернообразующие злаки и древесные с поверхностной сетью поглощающих корней).

Следует подчеркнуть, что «выгодное» ярусное положение лишь тогда реализуется в конкурентную мощность, когда для стоящих ниже в конкурентной лестнице создается минимум ресурсов. Так, высокий рост дает конкурентные преимущества лишь в сомкнутых травостоях и древостоях. Предельно поверхностное расположение у лишайников и мхов органов поглощения элементов питания и влаги дает им конкурентные преимущества лишь на почвах, крайне бедных либо элементами питания (боры «беломошники» на песках, сфагново-сосновые и осоково-гипновые болота), либо влагой (например, в пустынях при заповедном режиме — Нечаева и др., 1979; Жамбакин, 1981, и др.), т. е. там, где их весьма «скромные» возможности перехвата ресурсов все же оказываются существенными для конкурентов.

Чем ниже поглощающие органы растений расположены на конкурентной лестнице, тем меньшее значение для определения их интегральной конкурентоспособности имеет их потенциальная конкурентная мощность и тем большее — их конкурентная толерантность.

Конкурентная мощность растений в фитоценозах определяется также морфологическими, физиологическими и биохимическими особенностями поглощающих органов. Так, в конкуренции за свет растения обладают тем большей конкурентной мощностью, чем более широкие у них листовые пластинки и чем ближе их расположение к горизонтальному. Прямые измерения показали, что травостой клевера создает затенение почвы, в 10 раз более сильное, чем травостой тимофеевки (Алексеенко, 1960). Мощность растений в конкуренции за почвенную влагу и элементы минерального питания зависит от величины их активной корневой поглощающей поверхности (Якушев, 1981). В конкуренции за азот, кроме того, имеет большое значение содержание азота (точнее соотношение C : N) в отмирающих остатках. Остатки злаков бедны азотом, имеют широкое отношение C : N и потому замедляют процессы круговорота азота в почве. Кроме того, имеются данные, свидетельствующие о том, что корни злаков прижизненно оказывают ингибирующее воздействие на процессы почвенной нитрификации (Куркин, 1976; Райс, 1978; Работнов, 1979, и мн. др.). Остатки бобовых, наоборот, богаты азотом, имеют узкое соотношение C : N и активизируют процессы почвенной нитрификации. Тем самым они в конкуренции за азот обладают, если так можно выразиться, «отрицательной мощностью», ибо не только не ослабляют, но, наоборот, усиливают своих конкурентов (Марьюшкина, 1983). Как показывают данные (Линник, 1970), мощность растений в конкуренции за калий хорошо оценивается его содержанием в тканях при дефиците в почве.

---

[4] В. Д. Утехин предложил понятие «экологическая очередь» (Миркин, 1981). Предлагаемое нами понятие «конкурентная лестница» является к нему дополнительным. Если экологическая очередь — это дифференциация использования ресурсов во времени, то конкурентная лестница — это очередь в пространстве. Если в экологической очереди каждый ее участник, когда «подойдет его черед», получает весь поток ресурсов, то в конкурентной лестнице «нижестоящим» на ней остается лишь то, что осталось не перехваченным «вышестоящими».

Доза K, кг действующего вещества/га	Содержание K в сухом веществе, %	
	Ежа сборная	Люцерна
372	3.85	3.53
93	4.01	1.78
46	3.46	1.21
0	2.71	0.70

Конкурентная мощность вида (ценопопуляции) по мере возрастания его обилия возрастает нелинейно, скачкообразно (Раменский, 1952; Работнов, 1965; Куркин, 1969, 1973, 1976). Это связано с тем, что потенциальная конкурентная мощность вида реализуется лишь при достаточной концентрации его особей, обеспечивающей «контактность» их, ибо только тогда поглощение ими ресурсов становится существенным для конкурентов. Такое же резкое повышение конкурентной мощности имеет место в случае различных форм очаговой контактности особей и побегов, поэтому концентрация особей в локусы, «уплотнение» побегов в кусты, ветвей в кроны, представляет собой у растений один из способов повышения их конкурентной мощности. Однако при этом растения должны быть адаптированы к создаваемому ими самими дефициту ресурсов. Иначе говоря, высокая мощность вида в конкуренции за тот или иной ресурс по сути дела невозможна без высокой толерантности к его дефициту (Куркин, 1973, 1976). Но сама конкурентная толерантность свойственна также и конкурентно слабым видам. Таковы ценопатиенты («эдификаторотерпцы») и эдификаторофилы.

Толерантность любого вида к дефициту различных ресурсов различна. Например, многие олиготрофы, обладающие высокой толерантностью к дефициту азота, весьма светолюбивы, т. е. имеют низкую толерантность к конкуренции за свет. Напротив, многие нитрофилы, имеющие крайне низкую толерантность к конкуренции за азот, весьма теневыносливы.

Высокая конкурентная толерантность может определяться либо способностью растений довольствоваться конкурентным минимумом ресурсов (собственно конкурентная патиентность), либо их способностью использовать источники ресурсов, недоступные конкурентам (конкурентная индифферентность).

К конкуренции за свет относительно индифферентны взрослые особи высокорослых видов, занимающие верхний ярус (Куркин, 1976). Определение теневыносливости растений нижних ярусов облегчается альтернативностью реакции их на затенение: она имеет либо пассивный, либо активный характер.[5]

---

[5] У живых организмов имеются два основных способа преодоления неблагоприятных влияний: их избегание и приобретение выносливости (Горышина, 1979). В этом плане активная реакция при затенении (этиоляция) направлена на его избегание, а пассивная — на приобретение к нему выносливости.

Пассивная реакция на затенение сводится к анатомо-морфологическим и физиологическим адаптациям (образование листовой мозаики с горизонтальным расположением листовых пластинок, формирование теневой структуры листьев и т. п.). Она способствует возможно полной и рациональной утилизации скудных световых ресурсов и индицирует высокую теневыносливость. Активная реакция на затенение (этиоляция) направлена на уход от него путем усиленного роста стеблей вверх за счет редукции листового и корневого аппаратов. Она индицирует светолюбие вида. Степень этиоляции пропорциональна степени светолюбия (Куркин, 1976).

Мерой толерантности растений к конкуренции за азот может служить степень их угнетенности при дефиците азота в почве. Бобовые индифферентны к дефициту азота. Полупаразиты в той или иной степени индифферентны к конкуренции не только за азот, но также за фосфор, калий и влагу, но зато крайне светолюбивы.

Высокой толерантностью к конкуренции за влагу (или, проще говоря, высокой устойчивостью к иссушению почвы) обладают 1) фреатофиты, использующие грунтовые воды и потому более или менее индифферентные к иссушению почвы; 2) те омброфиты, которые обладают способностью при иссушении почвы переходить в состояние анабиоза, покоя или полупокоя (Куркин, 1971); 3) суккуленты, и в частности кактусы, чрезвычайно экономно расходующие влагу за счет так называемого кислого метаболизма фотосинтеза (Миркин, 1981). Толерантность всходов и ювенильных особей к иссушению почвы, как правило, минимальна (Куркин, 1966).

Корневая конкуренция за кислород почвы экологически дополняет конкуренцию за влагу: она становится существенной лишь при высокой влажности почвы, превышающей предельную полевую влагоемкость (Куркин, 1968б, и др.). Поток кислорода стабильно направлен от поверхности в глубь почвы, поэтому в конкуренции за кислород более мощными и более толерантными являются растения с поверхностным расположением корневых систем. Индифферентны и конкурентно неактивны по отношению к кислороду почвы растения, корни которых обладают хорошо развитой аэренхимой. Степень их индифферентности может оцениваться удельной площадью аэренхимы в поперечном сечении корней. Полной индифферентностью и «отрицательной» мощностью в конкуренции за кислород почвы обладают такие виды, как тростник, которые обогащают кислородом ризосферу путем проведения его под давлением через аэренхиму и выделения в почву (Куркин, 1967, и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Растительные сообщества в свете некоторых идей кибернетики. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, вып. 3, с. 101—113. — *Александрова В. Д.* Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 636—649. — *Алексеенко Л. Н.* Структура травостоя многолетних трав в чистых посевах и травосмесях. — В кн.: Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. М.: Сельхозгиз, 1960, с. 115—136. — *Арефьева З. Н., Колесников Б. П.* Динамика аммиачного и нитратного азота в лесных почвах Зауралья при высоких и низких температурах. — Почвоведение, 1964, № 3, с. 30—45. — *Быков Б. А.* Геоботаника. 2-е изд. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1957. 382 с. — *Быков Б. А.* Фитоценоз как саморегулирующаяся система. — Вестн. АН КазССР, 1967, № 1, с. 29—37. — *Василевич В. И.* Учение о непрерывности растительного покрова. — В кн.: Естественные кормовые угодья СССР. М.: Наука, 1966, с. 59—69. — *Василевич В. И.* Метод оценки корреляции между обилиями видов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, вып. 1, с. 139—144. — *Василевич В. И.* Почему существуют многовидовые растительные сообщества. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 3, с. 341—350. — *Василевич В. И.* Экологическая ниша у растений. — В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений (Материалы конференции). М.: Наука, 1982, с. 3—6. — *Возбуцкая А. Е.* Химия почвы. М.: Высшая школа, 1964. 398 с. — *Горышина Т. К.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с. — *Дажо Р.* Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с. — *Дональд С.* Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 355—394. — *Жамбакин Ж. А.* Система использования полынных пастбищ пустынной зоны Казахстана в овцеводстве: Автореф. дис. . . .докт. с.-х. наук. М., 1981. 44 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Функциональный подход к синузии. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 470—477. — *Карпов В. Г.* Некоторые итоги экспериментального изучения состава и строения нижних ярусов ельника-черничника. — В кн.: Пробл. бот., т. 6. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 258—276. — *Корзухин М. Д.* Динамика популяции конкурирующих растений (постановка гомогенной задачи). Пущино. Препринт, 1974. 12 с. — *Куперман И. А.* К построению принципиальной схемы саморегуляции темпа накопления биомассы у наземных растений. — В кн.: Рост, развитие и устойчивость растений, 2. Иркутск: СО АН СССР, 1969, с. 30—35. — *Куркин К. А.* Обилие и жизненное состояние нитратофильных растений как индикатор богатства почвы нитратами. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 8, с. 1119—1132. — *Куркин К. А.* Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. — В кн.: Естественные кормовые угодья СССР. М.: Наука, 1966, с. 98—116. — *Куркин К. А.* Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфянистых лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 1, с. 24—31. — *Куркин К. А.* Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1968а, т. 73, вып. 1, с. 29—41. — *Куркин К. А.* Требования многолетних трав к водному режиму осушенных земель и пути их удовлетворения. Ч. 1. Норма осушения лугов. — Нов. с.-х. науки и практики (экспресс-информация), 1968б, № 3, с. 42—49. — *Куркин К. А.* Основные закономерности и типы циклов климатогенной изменчивости луговых биогеоценозов Барабинской лесостепи. — В кн.: Пробл. бот., т. 11. Л.: Наука, 1969, с. 173—182. — *Куркин К. А.* Летний и многолетний покой травянистых многолетников Барабинской лесостепи. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 11, с. 1564—1581. — *Куркин К. А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. — Пробл. биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 137—148. — *Куркин К. А.* Динамика роста трав на орошаемых культурных пастбищах. — В кн.: Мелиорация земель Мещерской низменности. Рязань: Московский рабочий (Рязанское отд.). 1974, с. 54—68. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Куркин К. А.* Вклад А. А. Уранова в учение о жизненном состоянии видов в фитоценозах и системный подход в фитоценологии. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 3, с. 66—73. — *Куркин К. А.* Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 3, с. 40—56. — *Куркин К. А., Бобнева А. П.* Травы для осушенных притеррасных низин Окской поймы. — Луга и пастбища, 1968, № 5, с. 14—15. — *Куркин К. А., Богатырева В. В.* Динамика приростов надземной массы орошаемых луговых фитоценозов. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1618—1626. — *Куркин К. А., Матвеев А. Р.* Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, вып. 4, с. 54—74. — *Куркин К. А., Медведева А. С., Бобнева А. П.* Влияние орошения и удобрений на продуктивность культурных пастбищ. — В кн.: Мелиорация в действии. Рязань: Московский рабочий (Рязанское отд.), 1975, с. 24—40. — *Куркин К. А., Тихоненко Т. И.* Нитратофильные растения и критерии нитратофильности. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 12, с. 1682—1689. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 13—75. — *Лащинский Н. Н.* Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1981. 272 с. — *Линник Е. Ф.* Роль калия в питании лугопастбищных трав. — С.-х. за рубежом, сер. А: Растениеводство, 1970, № 4, с. 25—29. — *Лопатин В. Д.* Определение относительной конкурентоспособности растений и ее изменение на сеяных лугах под воздействием удобрений. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 6, с. 841—847. — *Мазинг В. В.* О функциональной структуре растительности (на примере верховых болот). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 3, с. 57—63. — *Марков М. В.* О направлении, развиваемом Джоном Л. Харпером в популяционной экологии растений. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 999—1004. — *Маркова С. А.* К вопросу о причинах самоизреживания многолетних травянистых растений в одновидовых сообществах (зарослях). — В кн.: Экспериментальная геоботаника. Казань: Изд-во КГУ, 1965, с. 253—263. — *Марьюшкина В. Я.* Агрофитоценотические особенности *Ambrosia artemisiifolia* L. и разработка биологического метода борьбы с ней. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1983. 24 с. — *Медведева А. С., Николаевская Н. С.* Оптимальная система удобрения орошаемых пастбищ. — В кн.: Резервы мелиорации. Рязань: Московский рабочий (Рязанск. отд.), 1978, с. 67—70. — *Мельничук В. П., Панферов Н. В.* Удобрение культурных пастбищ на пойменных дерново-луговых почвах. — Агрохимия, 1972, № 10, с. 124—132. — *Милторп Ф.* Природа и анализ конкуренции между растениями разных видов. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 413—443. — *Миркин Б. М.* Теория и практика фитоценологии. М.: Знание, 1981. 64 с. — *Нечаева Н. Т., Антонова Г. К., Каршенас С. Д.* и др. Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. М.: Наука, 1979. 256 с. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Панферов Н. В.* Приемы удобрения культурных пастбищ в пойме р. Оки: Автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. М., 1974. 29 с. — *Петербургский А. В.* Практикум по агрохимии. 3-е изд. М.: Сельхозгиз, 1954. 456 с. — *Петербургский А. В.* Корневое питание растений. М.: Сельхозгиз, 1957. 172 с. — *Петербургский А. В.* Агрохимия и физиология питания растений. М.: Россельхозиздат, 1981. 184 с. — *Работнов Т. А.* Экспериментальное изучение продуктивности и состава травянистых ценозов. — В кн.: Экспериментальная геоботаника. Казань: Изд-во КГУ, 1965, с. 206—252. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: МГУ, 1978. 384 с. — *Работнов Т. А.* Актуальные вопросы экологии растений. — Итоги науки и техники. Бот., т. 3. М., 1979, с. 5—70. — *Райс Э.* Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181—202. — *Рассел Э.* Почвенные условия и рост растений. 3-е изд. М.: Изд-во иностр. лит., 1955. 624 с. — *Ревут И. Б.* Физика почв. Л.: Колос, 1964. 320 с. — *Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с. — *Смирнова О. В., Чистякова А. А.* Анализ фитоценотических потенций некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР. — Журн. общ. биол., 1980, № 2, с. 350—362. — *Стариков Х. Н., Бублик В. М.* Создание орошаемых сенокосов и пастбищ на осушаемых землях Нечерноземной зоны. Обзорная информация, 1980, № 6, М. (ЦБНТИ Минводхоза СССР). 64 с. — *Титлянова А. А.* Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977. 222 с. — *Титов Ю. В.* Опыты с трансплантацией растений в луговые ценозы. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 743—752. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с. — *Харпер Д.* Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 11—54. — *Хоанг Тьюнг.* Структура и продуктивность надземной и подземной части лугово-степного фитоценоза: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1974. 28 с. — *Якушев Б. И.* Конкурентный потенциал растений: Тез. Всес. совещ. по пробл. агрофитоцен. и агробиогеоцен. Ижевск: Удмуртский ун-т, 1981, с. 103.

Всесоюзный научно-исследовательский институт кормов,
Московская обл.

Получено 8 XII 1981.

SUMMARY

Phytocoenotical competition is an integral self-regulating mechanism with negative feedback, which stabilizes the density of phytocoenoses. All the species are engaged in it, competing for the whole resourses complex of the environment. Specific «competitive environment, the regime and stratification of which are subject for further investigation, is formed in the course of this process. The regime of phytocoenotic competition is characterized by the deficit of resourses, which results from, or is intensified by the uptaking activity of a phytocoenosis as a whole. Competitive capacity of coenopopulations is an integral of their competitive volume, tolerance and reactivity. The methods of defining the parameters of the regime and stratification of the phytocoenotic competition, as well as of the volume and tolerance of plants and coenopopulations, competing for light and main soil resourses (nitrogen, phosphorus, potassium, moisture and oxygene), are established.

УДК 633.2.03 : 581.526.53 : 58.006 (477)

В. С. Ткаченко

О ПРИРОДЕ ЛУГОВОЙ СТЕПИ ЗАПОВЕДНИКА «МИХАЙЛОВСКАЯ ЦЕЛИНА» И ПРОГНОЗ РАЗВИТИЯ ЕЕ В УСЛОВИЯХ ЗАПОВЕДНОСТИ

V. S. TKACHENKO. ON THE NATURE OF MEADOW STEPPE OF THE «MIKHAILOVSKAJA VIRGIN LAND» RESERVE AND THE FORECAST OF ITS DEVELOPMENT UNDER CONDITIONS OF RESERVE

Обобщаются наблюдения резерватных смен растительности в заповеднике «Михайловская целина» (Сумская обл.). Данные периодического крупномасштабного картирования и описания растительности свидетельствуют об углублении процесса мезофитизации. Заметно возрастает роль древесно-кустарниковой растительности и сопутствующих ей травянистых компонентов фитоценозов. Высказывается мнение о вторичном, послелесном характере растительности Михайловской целины. Глубина трансформации растительности объясняется несоответствием ее комплексу современных условий. В приводимом варианте долгосрочного прогноза отмечается возрастание площади древесно-кустарниковой растительности и кустарниковой степи. Для сохранения степной растительности необходимо внедрение комбинированного воздействия на растительность, сочетающего сенокос и выпас скота.

Постоянное углубление резерватных смен в растительном покрове заповедных участков Украинского государственного степного заповедника АН УССР настораживает фитоценологов и вызывает большой интерес у исследователей, связывающих эти изменения с вопросами природы степей, биогеоценотической стабильностью травяных сообществ, с различными сторонами проблем ценогенеза и охраны степной растительности. В связи с этим заметно возрастает роль многолетних наблюдений и стационарных исследований на участках заповедника, которые, к сожалению, в последнее время проводятся в достаточном объеме только в Хомутовской степи.

Относительно полное отображение динамики пространственных соотношений степных фитоценозов дает периодическое крупномасштабное геоботаническое картирование заповедных участков. Анализ карт показывает, что на Михайловской целине почти отсутствуют фитоценозы, устойчивые к процессам мезоморфной трансформации, и темпы последней довольно высоки. Основной причиной отмеченных изменений в структуре лугово-степных фитоценозов в заповеднике является эндоэкогенетическая сукцессия. Она совершается на общем фоне климатических сукцессий и, вероятно, не выходит за пределы соответствия климатическим особенностям региона. Влияние более влажных и прохладных лет (примерно с конца 60-х годов) несомненно накладывалось на ход указанных изменений в растительном покрове, заметно углубляя и ускоряя наметившиеся задолго до этого (примерно в начале 50-х годов, вскоре после установления надлежащей охраны) тенденции. Выводы, полученные на основании анализа упомянутых смен, могут быть использованы для картографических экстраполяций в прогнозах.

Делается попытка обобщения наблюдений над динамикой растительности заповедного участка луговой степи «Михайловская целина» в Сумской обл., проведенных в последние десятилетия, и пролонгирования полученных выводов в одном из возможных вариантов прогноза на ближайшие годы.

В литературе имеется достаточно сведений о динамике растительности луговых (северных) степей. В наиболее обобщенном виде они представлены в работах Е. М. Лавренко (1954, 1956, 1980), Г. И. Дохман (1956, 1968), А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1966) и др. Благодаря этому можно сопоставить закономерности развития лугово-степной растительности в пределах достаточно большого региона их распространения. Все исследователи травяных ценозов в заповедниках отмечают отрицательное влияние абсолютно заповедного режима на растительный покров и на степные экосистемы в целом. Отсутствие хозяйственного влияния на степные участки приводит к глубоким изменениям в структуре травостоев: мезофитизации (олуговению), возрастанию комплексности, сменам флористического состава, увеличению роли кустарников в фитоценозах и пр. На луговых степях отмечается резкое возрастание ценотической роли луговых, лесо-луговых и лугово-степных мезофитов.

Г. М. Зозулин (1958) на основании анализа исторических свит растительности северных степей пришел к выводу об их филогенетической неоднородности и о формировании путем наложения разновозрастных видовых комплексов. Эти степи занимают промежуточное положение между настоящими степями и лугами, но автор замечает, что Михайловская целина может быть отнесена к луговым степям, в то время как Курские степи к степям отнесены быть не могут, так как в их видовом составе преобладают растения луговой исторической свиты. Между тем изменения в структуре фитоценозов Курских степей в условиях заповедного режима весьма напоминают наблюдаемые ныне и на Михайловской целине, за исключением усиления роли ковылей, типчака и мятлика узколистного *Poa angustifolia* L. Разрастание *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková на Михайловской целине отмечено только в последнее время. Справедливым следует считать мнение Зозулина о смене представителей ковылковой свиты корневищными луговыми формами.

Все меньше сомнений оставляют выводы, сделанные Н. Ф. Комаровым (1951) и Семеновой-Тян-Шанской (1966), об антропогенном характере остепненных лугов и луговых степей, но реставрация структуры и общего вида доагрикультурных ландшафтов на занимаемых ими территориях до настоящего времени вызывает значительные затруднения. Промежуточное положение луговых степей между лугами и степями, подчеркиваемое обоими упомянутыми выше авторами, проявляется, в частности, в пестроте набора экотипов и экоценотипов в плакорных фитоценозах. В этой связи значительный интерес представляет анализ флоры Михайловской целины, насчитывающей 510 видов сосудистых растений, которые можно распределить по следующим эколого-фитоценотическим группам: степные растения — 174 вида (34.1% от общего числа видов), из них пустынно-степных — 3, степных — 82 и лугово-степных — 89 видов; луговые, лугово-болотные и лесо-луговые — 266 видов (52.1%), в том числе луговых — 143, лугово-лесных и лесных — 76 и лугово-болотных — 47 видов; водных макрофитов — 7 видов (1.3%), сорняков — 63 (12.3%). Все они относятся к следующим экотипам: ксерофиты — 21 (4.1%), мезоксерофиты — 52 (10.2%), ксеромезофиты — 177 (34.7%), мезофиты — 197 (38.6%), гигрофиты — 56 (11%) и гидрофиты — 7 (1.3%) видов. Таким образом, здесь преобладают мезофитные луговые, лугово-лесные и лесные флористические компоненты.

Эти показатели заметно отличаются от данных, полученных Л. М. Носовой (1973) при анализе видового состава луговых степей европейской части СССР, но не вызывает сомнений то, что выделенный и рассматриваемый отдельно состав видов водораздельных, наиболее дренированных участков Михайловской целины имеет другие соотношения экоценотипов. Сезонное развитие и ценотическое значение существующих экоценотипов на протяжении определенного промежутка времени зависят от условий влагообеспечения, которые оказываются ведущими в развитии степных фитоценозов. Но поскольку обеспечение влагой — фактор, заметно изменяющийся вместе со сменой фитоценотической среды и структуры фитоценозов, то он зависит от динамических процессов в растительном покрове.

Придерживаясь определения степей как типа растительности (Лавренко, 1956), мы полностью разделяем взгляды А. П. Шенникова (1938), Зозулина (1955, 1958) и Семеновой-Тян-Шанской (1966) на северные луговые степи как на остепненные луга. Более того, работы по истории формирования и особенностям динамики луговых степей этих и других авторов (Берг, 1947; Мильков, 1950; Комаров, 1951) вовсе не исключают представлений о значительной роли древесной и кустарниковой растительности на территории современных луговых степей в сравнительно недалеком прошлом (возможно, даже 2—3 тысячелетия тому назад). Современное промежуточное положение лесостепи между лесом и степью само по себе является показателем неравновесного состояния, поэтому здесь повсюду с одинаковым успехом может развиваться и древесно-кустарниковая, и степная растительность.

Многие исследователи считают, что изменения климата в субатлантический период голоцена вызвали наступание леса на степь и что процесс этот имеет место и в настоящее время, но проследить его слишком трудно из-за влияния антропогенных факторов. Этого влияния в значительной степени лишены заповедники — эталоны нетронутой природы. Почвы и растительность лесостепи не отвечают современным климатическим условиям (Берг, 1947). Положив в основание зонального расчленения климатические показатели, прежде всего показатель потенциальной эвапотранспирации (отношение испарения с водной и почвенной поверхностей и транспирации растительностью к среднему многолетнему значению осадков за год), И. Ф. Удра (1981) пришел к выводу, что лесостепь является подзоной неморальной зоны северного умеренного биоклиматического пояса. Без интенсивного антропогенного влияния территория лесостепи почти полностью была бы занята неморальной растительностью.[1]

Рассмотрение природы Левобережной лесостепи УССР в историческом (генетическом) аспекте, в процессе ее развития, весьма важно для понимания современных фитоценотических трансформаций на Михайловской целине. Мы полагаем, что нынешние временны́е, сравнительно быстрые и глубокие резерватные сукцессии могут включать элементы устойчивых смен, направленных на возобновление климаксовых сообществ. Ныне, в условиях быстро меняющейся среды и отсутствия источников семян исходно произраставших здесь растений, формирование таких сообществ фактически не реализуется. В частности, ряд качественных изменений структуры фитоценозов, некоторые изменения во флоре заповедника и заметные сдвиги в физиономических особенностях могут указывать на значительное несоответствие современного растительного покрова его климатическому климаксу. Конечно, как отмечалось ранее, в основном они являются результатом резерватных сукцессий, вызвавших существующую деформацию структуры растительного покрова. Наблюдения подтверждают ранее высказанные предположения о том, что современная травянистая растительность Михайловской целины является производной от более мезофильных ценозов, достаточно отличавшихся по своей структуре от современных, возможно, даже лесных (Білик, 1957; Білик, Ткаченко, 1973). Анализ пространственной структуры растительного покрова, отраженного на крупномасштабных геоботанических картах Михайловской целины в 1971 и 1981 гг. показывает, что процесс мезофитизации лугово-степных и степно-луговых травостоев заповедника не только углубляется, но и приобретает специфические черты.

По сравнению с предыдущим состоянием, зафиксированным на карте растительности в 1971 г., луговые степи занимают теперь в заповеднике крайне незначительные площади (8—9 га). Даже вместе с участками травостоев Poaeta angustifoliae, часто встречающихся не только на целине, но и на залежах, и по соотношению экотипов, стоящих ближе к дерновинно-злаковым фитоценозам, степные группировки далеко не достигают тех площадей, которые они занимали 10 лет назад. За этот промежуток времени их площадь сократилась вдвое, а 25 лет назад они занимали площадь, в 5.5 раз большую, чем сейчас (рис. 1). Типичные группировки с хорошо выраженной эдификаторной ролью видов *Stipa* L. в степи практически не сохранились. Фрагменты Festuceta valesiacae характеризуются травостоями, в которых сильно возросло обилие рыхлодерновинных и корневищных злаков. В степи не отмечены группировки с доминантной ролью *Carex humilis* Leys., абсолютно преобладающие на прилегающих к заповеднику целинных пастбищах, подверженных чрезмерным пастбищным нагрузкам.

Корневищно-злаковые фитоценозы (Bromopsideta inermis, Elytrigieta repentis, Calamagrostideta epigeii) за последние 10 лет не увеличили занимаемой

---

[1] «Геоботанический словарь» О. С. Гребенщикова (1965) дает общепринятое толкование понятия «неморальный» (с. 83, № 1310): дубравный, относящийся к мезофильным лиственным лесам.

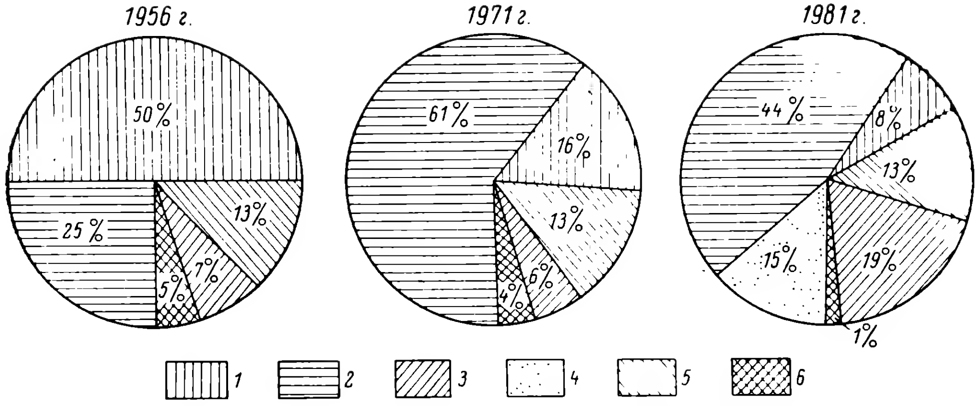


Рис. 1. Диаграммы соотношения площадей в заповеднике «Михайловская целина», занятых основными биоморфами степных растений и некоторыми видами угодий.

Фитоценозы: *1* — дерновинно-злаковые, *2* — корневищно-злаковые, *3* — луговые и болотно-луговые, *4* — кустарниково-степные, *5* — залежи, *6* — огороды, усадьбы, дороги и пр.

ими площади, она даже несколько уменьшилась (от 61 до 44%). Однако это не свидетельствует о стабилизации корневищных фитоценозов на достигнутых позициях, поскольку они продолжали занимать новые участки луговой степи на плакоре, что и приводило к указанному выше дальнейшему сокращению площади под дерновинно-злаковыми ценозами. В то же время значительная часть корневищно-злаковых фитоценозов трансформировалась в кустарниковые степи с участием *Chamaecytisus ruthenicus*. Такие кустарниковые степи прежде встречались только отдельными пятнами. Современное их распространение в заповеднике тесно связано с существующим сенокосным режимом и не выявляет связи с условиями рельефа. Уже на втором-третьем году после скашивания *Ch. ruthenicus* достигает значения содоминанта. Периодическое выкашивание обусловливает разнолетнюю передислокацию основных площадей кустарниковой степи в заповеднике. Длительное невыкашивание ведет к угнетению вегетативного размножения *Ch. ruthenicus*, к переходу его в условиях абсолютной заповедности на малоэффективное семенное возобновление.

В развитии кустарниковых фитоценозов и в поселении древесных пород на месте кустарниковой степи не выявлено определенных закономерностей. Древесные породы (*Pyrus communis* L., *Malus praecox* (Pall.) Borkh., *Pinus sylvestris* L. и др.) появляются спонтанно, единичными экземплярами, реже — небольшими группами, что придает отдельным участкам заповедной степи вид саванны. В большинстве случаев занос семян осуществляется животными (эндозоохория). Этот же способ распространения деревьев и кустарников отмечен на старозалежном Казацком участке Центрально-Черноземного заповедника (Краснитский, Сошнин, 1982). Зацелинение этого участка сопровождается интенсивным внедрением древесно-кустарниковой растительности. Появление сосны на Михайловской целине можно объяснить случайным заносом семян птицами из природных и искусственных ее насаждений, расположенных в 20—25 км от заповедника, в долине р. Сулы (Недригайловское лесничество). Для более полного представления о распространении древесной и кустарниковой растительности на Михайловской целине нами представлена картосхема (рис. 2 — см. вклейку), отражающая расположение деревьев, кустарников и их куртин на фоне мезо- и микрорельефа на июнь 1981 г.

Таким образом, в заповедной степи было отмечено 7 экземпляров *Pinus sylvestris* высотой от 2 до 8 м, диаметром ствола до 35 см и возрастом от 9 до 25 лет; 177 деревьев *Pyrus communis* (1—9 м выс.) и 130 деревьев *Malus praecox* (1—6 м выс.). Многочисленные молодые деревья этих пород высотой до 1 м не принимали во внимание, так как на периодически выкашиваемой степи они легко могут быть уничтожены. Из других, менее распространенных в степи деревьев следует отметить *Salix caprea* L. (9 экземпляров высотой до 12 м), *Ulmus minor* Mill. (2 суховершинных деревца высотой 5—6 м, пораженных голландской болезнью), а также искусственно насаженные возле усадьбы, вокруг пруда очень многочисленные и крупные деревья *Populus nigra* L., *Salix alba* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L., *Betula pendula* Roth и др. Источниками распространения в заповеднике этих деревьев и таких пород, как *Ulmus minor*, *Acer campestre* L., *A. tataricum* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz, являются лесополосы, окаймляющие заповедник (рис. 2).

Существующий сенокосный режим не оказывает достаточного влияния на распределение деревьев в заповеднике. Абсолютно заповедный участок степи, расположенный на плато, отличается значительно большей концентрацией кустарников (в основном *Rosa pomifera* Herrm., *R. corymbifera* Borkh., *R. canina* L. и др.), чем периодически выкашиваемые участки. Всего в заповедной степи отмечено около 300 кустов и небольших куртин шиповника высотой 1—3 м. По количеству деревьев на единицу площади на абсолютно заповедной, периодически косимой и старозалежной степи (в восточной части заповедника) различия не наблюдаются. Ежегодно выкашиваемая залежь на правом берегу балки Верхние ставки (в западной части заповедника) почти лишена деревьев и кустарников.

Довольно хорошо прослеживается связь древесно-кустарниковой растительности с элементами микрорельефа. Абсолютное большинство деревьев и кустарников приурочено к депрессиям микро- и мезорельефа: мелким ложбинам стока, склонам балок, водосборным котловинам и окраинам относительно глубоких воронковидных суффозионных впадин. Многие ложбинки стока едва заметны простым глазом, но хорошо выделяются по растительному покрову. Такие ложбинки довольно густой сетью покрывают плакорную часть заповедника. Ими соединены между собой многочисленные суффозионные впадины. Более или менее четкую геоморфологическую выраженность они приобретают только на пологих склонах балок.

Густые заросли *Prunus stepposa* Kotov почти всегда приурочены к отрицательным элементам микро- и мезорельефа. За период наблюдений, сопровождавшихся картированием растительного покрова (1956—1981 гг.), терновники проявили слабую тенденцию к увеличению размеров куртин и распространению по степи. Возможно, это обусловлено сильными ежегодными зоогенными поражениями терна (одно-двухкратные ежегодные объедания листьев гусеницами терновниковой моли Argyresthia albistria Haw.).

Густые куртины Saliceta cinereae на днище балки Нижние ставки также проявляют слабую тенденцию к смыканию в сплошной лентовидный массив, а расширение площади осоковых болот, солончаковатых и болотистых лугов, сравнительно быстро проходившее на протяжении последнего десятилетия, осуществляется за счет сокращения лугово-степных участков Bromopsideta inermis, Calamagrostideta epigeii и Elytrigieta repentis, расположенных в нижней трети склонов балки.

Из кустарниковых пород, не отмечавшихся в степи в последнее время и единично встречавшихся в 1981 г., следует назвать *Acer tataricum*, *A. campestre*, *Euonymus verrucosa* Scop. и *Swida sanguinea*.

Не останавливаясь на изменениях ценотической роли отдельных травянистых растений и на описании структуры наиболее распространенных фитоценозов, а также пространственного перераспределения в растительном покрове заповедника, отметим высокую активность дальнейшего распространения в степи *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg., *Polygonum bistorta* L., *Dactylis glomerata* L., *Euphorbia semivillosa* Prokh. и некоторых других видов. Из-за постоянного возрастания их ценотического значения на олуговелых участках степи площадь, занимаемая степно-луговыми и лугово-лесными травянистыми фитоценозами, за последнее десятилетие увеличилась почти в 3 раза (рис. 1). Фитоценозы с эдификаторной ролью *Helictotrichon pubescens*, *Polygonum bistorta* и *Dactylis glomerata* обычно формируются на пологих склонах балок и водосборных котловин, занимая все участки с дерново-луговыми и лугово-черноземными глубокими почвами (мощность гумусового горизонта 140—170 см) и изредка заходят на типичные глубокие черноземы (мощность гумусового горизонта 130—140 см) (Петренко, 1975). В последнем случае встречается только *Helictotrichon pubescens*, ценотическая роль которого заметно

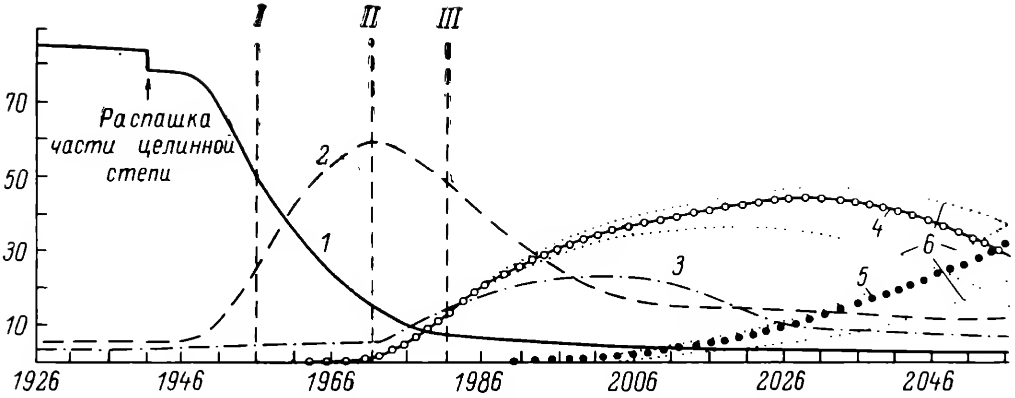


Рис. 3. Графическое изображение пространственного распределения основных типов фитоценозов заповедника «Михайловская целина» в прошлом, настоящем и будущем.

Фитоценозы: *1* — дерновинно-злаковые, *2* — корневищно-злаковые, *3* — луговые и болотно-луговые, *4* — кустарниково-степные, *5* — древесно-кустарниковые, *6* — допустимые границы рассеивания прогнозируемых состояний.

По оси ординат — процент от общей площади заповедника, *по оси абсцисс* — годы. Данные картирования: *I* — 1956 г., *II* — 1971 г., *III* — 1981 г. *Слева* от *I* — ретроспективные состояния, *справа* от *III* — прогностическое состояние заповедного участка.

ослабевает. С выходом на плато он становится обычным ингредиентом большинства лугово-степных фитоценозов. Травостои с преобладанием *Euphorbia semivillosa*, *Trifolium alpestre* L., *Alopecurus pratensis* L. и *Vicia tenuifolia* Roth сейчас довольно распространены в заповеднике. Они занимают не только нижние части балочных склонов, как это наблюдалось 10 лет назад, но и выположенные участки склонов, микропонижения на плато. На отлогих склонах балок все чаще начинают встречаться овальные пятна зарослей *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., впервые обнаруженного здесь в 1971 г. в виде двух небольших пятен (Білик, Ткаченко, 1972, 1973). В травостоях плакорных фитоценозов отмечено наличие лесной осоки *Carex michelii* Host.

Тенденции, наметившиеся в дальнейшем развитии растительного покрова заповедника, и постоянно углубляющаяся деформация его структуры создают впечатление о совершенно деструктивном характере резерватных сукцессий и ставят вопрос о судьбе степной растительности на целинном участке. Первым, кто обратил внимание на эти явления и в целом верно объяснил их причину, был один из основателей отечественной фитоценологии И. К. Пачоский (1917). Однако его объяснение причин деструкции травостоев недостаточным выпасом скота касалось только одной стороны этого вопроса, а другую, не менее важную сторону его представляет генетический аспект, а именно тот факт, что известное нам с исторических времен «типовое» ковыльное состояние степей является результатом длительного воздействия антропогенных факторов. По временно́й шкале фитоценогенеза это воздействие происходило в течение относительно короткого промежутка времени. До этого растительность степей значительно отличалась по составу и структуре фитоценозов от того типового состояния, которое на Михайловской целине последний раз отмечалось в начале 50-х годов, а в 1956 г. уже были хорошо заметны последствия режимного состояния заповедника (Білик, 1957), проявившиеся на других участках Украинского государственного степного заповедника АН УССР значительно позже. Сведения о них были обобщены нами в общей схеме сукцессий плакорных фитоценозов (Білик, Ткаченко, 1976). Пределом деструктивных процессов в растительном покрове степных заповедников мы считаем достижение ими соответствия современным биоклиматическим показателям региона, которые в целом остаются малоизменяющимися на протяжении длительного времени.

Исходя из вышеизложенного, мы считаем, что научно обоснованные предположения о будущем состоянии растительного покрова и сроках наступления определенных переломных моментов в его дальнейшем развитии возможны в плане поискового прогноза, построенного путем экстраполяции на будущее современных тенденций (рис. 3). Поскольку наш прогноз охватывает длительную перспективу, при которой ожидаются достаточно заметные качественные изменения в растительном покрове заповедника, степень вероятности прогнозируемых явлений, в особенности таких, темпы нарастания которых весьма медленны (например, зарастание древесно-кустарниковыми породами), будет уменьшаться вместе с увеличением отдаленности срока прогнозируемого события. Следует поэтому иметь в виду, что кривые в левой части графика (рис. 3) в каждом из прогнозируемых промежутков времени могут иметь определенные отклонения. Для примера на рис. 3 граница допустимого рассеивания указана только для двух типов растительности: кустарниковой степи и древесно-кустарниковой растительности, она колеблется в пределах от 17 до 37% площади заповедника (без залежей).

Возможные изменения в окружающей среде (локальное изменение водного баланса, периодические и циклические колебания климата, перемены в природопользовании на окрестных пахотных землях и пр.), резко отличающиеся от имевших место в последние десятилетия, не могут быть учтены нами, так как при этом требуются разработки многих вариантов прогноза. Фактически мы ограничиваемся одним из возможных вариантов.

Базируясь на представлениях о вторичном, послелесном характере растительного покрова Михайловской целины и опираясь на построения динамического ряда фитоценозов, наблюдаемых на протяжении нескольких десятков лет, мы ограничиваем задачу выяснением возможных последствий изменения растительности в заповеднике согласно современным тенденциям. Предполагается, что они, так же как и другие характеристики ландшафта, будут сохраняться примерно в современных рамках. Анализ прогнозируемых состояний растительного покрова заповедника на различных этапах его резерватной трансформации углубляет понимание сущности луговой степи и позволяет воспользоваться им как рабочей гипотезой до времени абсолютных корректировок прогноза. Последние должны вноситься постоянно при дальнейших стационарных исследованиях.

На рис. 3 отражено ретроспективное состояние растительности заповедника (1926—1956 гг.), соотношение площадей заповедного участка, занятых фитоценозами с доминированием дерновинных, корневищных и рыхлокустовых злаков на современном отрезке времени, охваченном подробными обследованиями и крупномасштабным геоботаническим картированием (1956—1981 гг.), и, наконец, собственно прогнозируемое состояние (1981—2056 гг.). Среди наиболее интересных этапов трансформации растительности в заповеднике можно отметить следующие:

1. Длительный промежуток времени с начала заповедания (1927 г.), который характеризовался абсолютным преобладанием дерновинных злаков, закончился вскоре после полного прекращения выпаса скота и налаживания надежной охраны заповедника, осуществленных после передачи заповедника в ведение Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (1952 г.).

2. Резкое возрастание в травостоях ценотической роли корневищных злаков, сопровождаемое таким же падением роли дерновинных злаков и установлением примерного баланса в площадях, занимаемых фитоценозами с доминированием двух названных жизненных форм злаков (произошло около 1960 г.).

3. Достижение максимальной ценотической роли корневищных злаков в структуре растительного покрова заповедника, заметное увеличение удельных площадей лугов в пространственном распределении основных типов растительности и приближение к минимуму площадей под дерновинно-злаковыми фитоценозами (произошло в 1970—1972 гг.).

4. Заметное возрастание в заповеднике к настоящему времени площади лугов и кустарниковой степи с *Chamaecytisus ruthenicus* при одновременном падении размеров площади под корневищно- и дерновинно-злаковыми фитоценозами (данные последнего картирования растительности в 1981 г.).

5. Предполагаемый промежуток времени, приходящийся ориентировочно на 1990—2000 гг. и характеризующийся существенной ценотической ролью в заповеднике древесной и кустарниковой растительности. Луговая и степно-луговая растительность достигнет в это время наибольшего распространения.

6. Период максимального распространения в заповеднике кустарниковых степей. Остальные площади распределятся приблизительно поровну между луговой, древесно-кустарниковой растительностью и корневищно-злаковыми фитоценозами (примерно к 2030 г.).

7. Древесно-кустарниковая растительность в степи станет сравнима по занимаемым площадям с кустарниковыми степями, а дерновинно-злаковые, степно-луговые и луговые фитоценозы приблизятся к минимуму своего распространения (не ранее 2055—2060 гг.).

По многим причинам, в том числе отмеченным нами ранее, изображенная картина может оказаться далекой от истинной. Более того, она наверное будет иной вне участка с абсолютно заповедным режимом благодаря мероприятиям, проводимым для удержания растительного покрова в «типово-эталонном» состоянии.

Несмотря на недостаточную обеспеченность представленного прогноза всесторонней исходной информацией, он может быть полезен, так как «эффективность прогнозов. . . не может сводиться только к степени их достоверности . . .; не менее важно знать, насколько тот или иной прогноз содействует повышению обоснованности, объективности, эффективности разработанных на его основе решений» («Рабочая книга по прогнозированию», 1982 : 23).

Современные задачи, ставящиеся перед заповедниками, предусматривают охрану степных травостоев в состоянии, сложившемся под влиянием различных видов антропогенного влияния (Семенова-Тян-Шанская, 1981). Для познания природы степей рекомендуется полностью исключать на части заповедной территории все виды хозяйственного воздействия. Такой подход, наверное, целиком правомерен, однако на остальной части заповедника существующими режимными мероприятиями (периодическим сенокошением), как видно из примера Михайловской целины, не удается достигнуть стабилизации фитоценозов в классическом, эталонном (обычно ковыльном) состоянии.

В последнее время по рекомендациям, разработанным В. В. Осычнюком (1979), на Михайловской целине введен более жесткий сенокосный режим с периодичностью выкашивания через один год на протяжении первых десяти лет, а в последующие десять лет предлагается выкашивание через два года. Значительно уменьшена при этом площадь участка с абсолютно заповедным режимом, и частично изменено ее положение (рис. 2). Целесообразность этих мероприятий не вызывает сомнений. Их можно только дополнить необходимостью проведения некоторой биотехнической обработки (расчистка очень мощной лесополосы на северной и западной границах заповедника, соблюдение рационального природопользования в охранной зоне, прежде всего на водосборе балки Верхние ставки, пересекающей заповедник, и т. п.). Однако, как видно из опыта охраны других степных участков (Гребенщиков, 1979; Семенова-Тян-Шанская, 1981), таких мероприятий будет недостаточно. Для действенного влияния на развитие травянистых экосистем в желанном направлении на Михайловской целине необходимо ввести регламентированное выпасание копытных или же имитировать его посредством периодического выкашивания и умеренной пастбищной нагрузки (выпас лошадей с незначительной примесью молодняка крупного рогатого скота из расчета 1 голова на 3 га условно заповедной степи — всего не более 50 единиц на протяжении 30—40 дней с конца июня до начала августа). На первых порах, вероятно, целесообразно будет придерживаться предложенного Осычнюком (1979) сенокосного режима при комбинировании его с умеренной пастбищной нагрузкой. Отсутствие достоверных сведений о влиянии обоих способов воздействия на травостои луговой степи Михайловской целины вызывает настоятельную необходимость организации длительных экспериментальных исследований воздействия различных режимов в разных комбинациях. Особого внимания заслуживает изучение влияния пастьбы скота на травостои с конечной задачей определения размеров пастбищной нагрузки на единицу площади.

Касаясь вопроса о направлении общих смен травостоев луговой степи под влиянием выпаса скота, следует отметить, что литературные данные однозначно указывают на усиление ценотической роли дерновинных злаков, в том числе перистых ковылей (Алехин, 1934; Саричева, 1962, и др.). Однако возможные естественно-географические флуктуации отдельных лет или нескольких лет подряд не должны оставаться без внимания, что требует постоянного контроля фитоценологов и внесения соответствующих корректив в режимы конкретных участков заповедника.

Вопрос о применении палов в данных условиях вызывает много возражений. Периодические палы в лесах США и Канады и на верещатниках Англии рассматриваются как научно обоснованный метод и органическая часть природной среды для поддержания постоянной структуры, возобновления и нормального развития биоценозов (Семенова-Тян-Шанская, 1981), но на луговых степях наблюдения о влиянии пирогенного фактора на растительность весьма скудны. Лавренко (1950) отметил, что в условиях Попереченской степи (Пензенская обл.) последствия пожара были намного губительнее, чем это обычно наблюдается в разнотравно-типчаково-ковыльных степях; в сущности они были катастрофическими. Здесь выявляется большая зависимость влияния силы пожара от количества горючего материала на единицу площади. В условиях настоящих степей многолетнее выжигание, совмещаемое с выпасанием скота, способствует ксеризации экотопов и перестройке фитоценозов в направлении усиления их «злаковости», главным образом за счет ковылей (Осичнюк, Істоміна, 1970). Для Михайловской целины можно считать целесообразным проведение специальных экспериментальных исследований по воздействию пирогенного фактора на травостои участков, ограниченных размерами стандартных геоботанических площадок.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. Центрально-Черноземные степи. Воронеж: Коммуна, 1934. 96 с. — *Берг Л. С.* Географические зоны Советского Союза. Изд-е 3-е. М.: Географгиз, 1947. 398 с. — *Білик Г. І.* Рослинність заповідника Михайлівська цілина та її зміни під впливом господарської діяльності людини. — Укр. бот. журн., 1957, т. 14, № 4, с. 26—39. — *Білик Г. І., Ткаченко В. С.* Сучасний стан рослинного покриву заповідника Михайлівська цілина на Сумщині. — Укр. бот. журн., 1972, т. 29, № 6, с. 696—702. — *Білик Г. І., Ткаченко В. С.* Зміни рослинного покриву степу Михайлівська цілина на Сумщині залежно від режиму заповідності. — Укр. бот. журн., 1973, т. 30, № 1, с. 89—95. — *Білик Г. І., Ткаченко В. С.* Сучасний стан рослинного покриву Українського державного степового заповідника. — В кн.: Досягнення ботанічної науки на Україні 1970—1973 pp. Київ: Наук. думка, 1976, с. 140—143. — *Гребенщиков О. С.* Геоботанический словарь. М.: Наука, 1965. 228 с. — *Гребенщиков О. С.* Регулирование развития травяных экосистем в заповедных условиях. — В кн.: Опыт работы и задачи заповедников СССР. М.: Наука, 1979, с. 123—129. — *Дохман Г. И.* Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей. — В кн.: Сборник работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике, посвященный акад. В. Н. Сукачеву, к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 182—208. — *Дохман Г. И.* Лесостепь европейской части СССР. К познанию закономерностей природы лесостепи. М.: Наука, 1968. 270 с. — *Зозулин Г. М.* Взаимоотношение лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном госзаповеднике: Тр. Центрально-Черноземного заповед., 1955, вып. 3, с. 102—234. — *Зозулин Г. М.* О некоторых вопросах фитоценологии в связи с проблемой происхождения растительности северных степей. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 6, с. 814—827. — *Комаров Н. Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.: Географгиз, 1951. 328 с. — *Краснитский А. М., Сошнин Г. П.* Динамика естественного распространения деревьев и кустарников на некосимой залежи Центрально-Черноземного заповедника. — В кн.: Научное наследие В. В. Алехина и развитие его идей в заповедном деле (тез. докл. науч. сессии, посвященной 100-летию со дня рождения проф. В. В. Алехина, июнь, 1982 г.). Курск, 1982, с. 84—86. — *Лавренко Е. М.* Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь, Пензенской обл.). — Бот. журн., 1950, т. 35, № 1, с. 77—78. — *Лавренко Е. М.* Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. — В кн.: Вопросы ботаники, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 174—191. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР. (Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», М. 1 : 4 000 000), т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 595—730. — *Лавренко Е. М.* Европейские луговые степи и остепненные луга. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 220—231. — *Мильков Ф. Н.* Лесостепь Русской равнины. Опыт ландшафтной характеристики. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 294 с. — *Носова Л. М.* Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М.: Наука, 1973. 186 с. — *Осичнюк В. В.* Деякі особливості заповідного режиму у відділеннях Українського державного степового заповідника. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 4, с. 347—352. — *Осичнюк В. В., Істоміна Г. Г.* Вплив випалювання на степову рослинність. — Укр. бот. журн., 1970, т. 27, № 3, с. 284—290. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. Вып. 2. Степи. Херсон, 1917. 366 с. — *Петренко О. М.* Рельеф і грунти заповідного степу Михайлівська цілина. — В кн.: Геохімія ландшафтів. Київ: Наук. думка, 1975, с. 48—54. — *Рабочая* книга по прогнозированию. М.: Мысль,

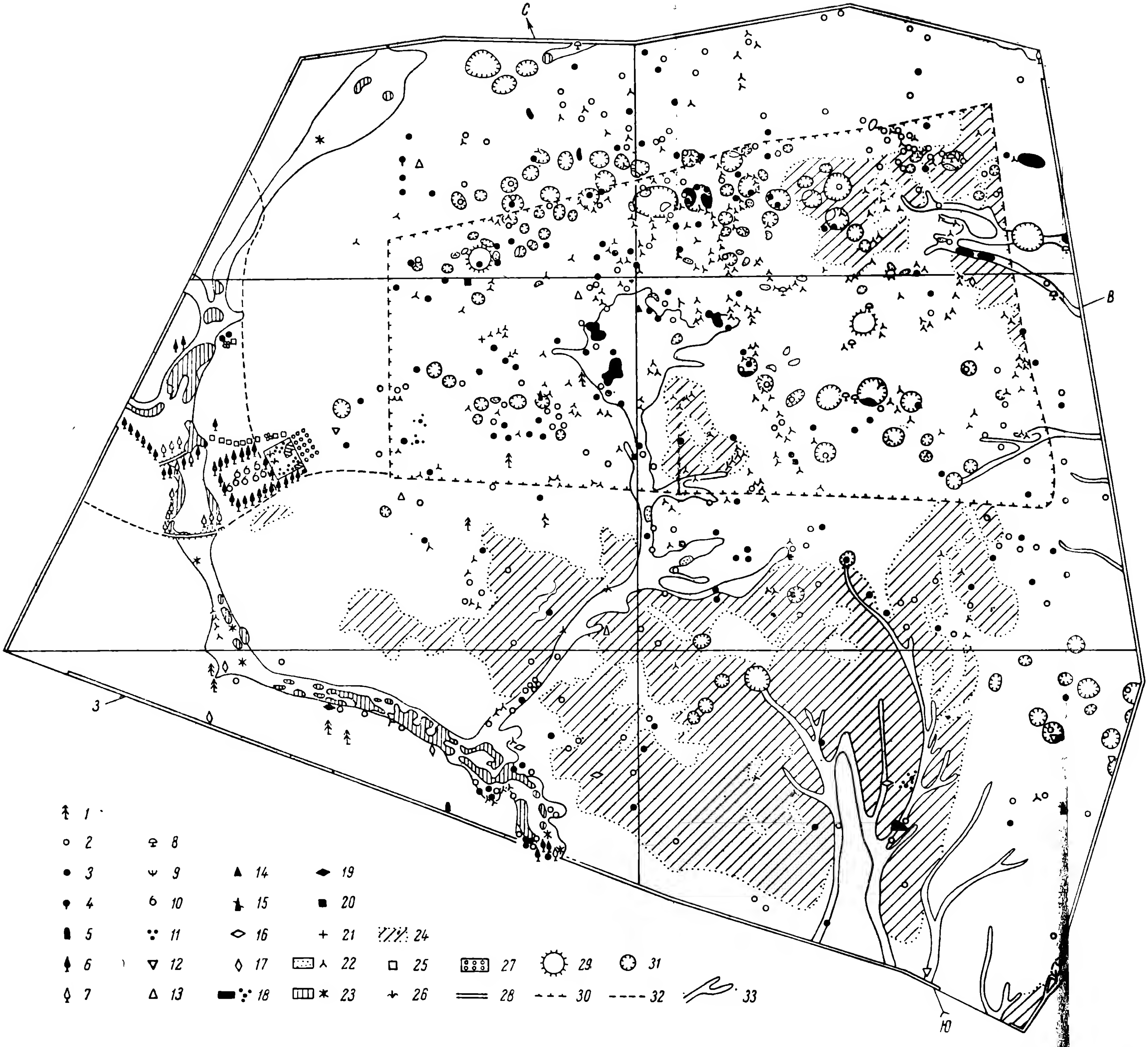


Рис. 2. Карта распространения древесной и кустарниковой растительности заповедника «Михайловская целина» по состоянию на [illegible]нь 1981 г.

1 — Pinus sylvestris, 2 — Pyrus communis, 3 — Malus praecox, 4 — Ulmus minor, 5 — Betula pendula, 6 — Populus nigra, 7 — Salix alba, 8 — S. caprea, [illegible]*9 — Robinia pseudoacacia, 10 — Cerasus vulgaris, 11 — Sorbus aucuparia, 12 — Acer negundo, 13 — A. tataricum, 14 — A. campestre, 15 — Crataegus curvisepala, 16 — Sa*[illegible]*ucus nigra, 17 — Swida sanguinea, 18* — отдельные экземпляры *Prunus stepposa* и его заросли, *19 — Viburnum opulus, 20 — Rhamnus cathartica, 21 — Evonymus* [illegible]*cosa, 22* — единичные экземпляры и небольшие куртины видов *Rosa, 23* — единичные экземпляры и заросли *Salix cinerea, 24* — кустарниковая луговая степь с участи[illegible] *Chamaecytisus ruthenicus, 25 — Caragana arborescens, 26 — Spiraea japonica, 27* — сад, *28* — лесополоса, *29* — курганы, *30* — граница абсолютно заповедн[illegible]о участка, *31* — суффозионные впадины, *32* — тропы и грунтовые дороги, *33* — балки и водосборные ложбины.

1982. 430 с. — *Саричева З. А.* Вплив різних строків викошування на степову рослинність заповідника Михайлівська цілина. — Укр. бот. журн., 1962, т. 19, № 4, с. 40—54. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Динамика степной растительности на примере изучения луговых степей и остепненных лугов Центральной лесостепи. М.; Л.: Наука, 1966. 174 с. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Режим охраны растительного покрова заповедных территорий. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 7, с. 1060—1067. — *Удра И. Ф.* Лесостепная подзона Евразии и ее границы. — Изв. АН СССР, сер. географ., 1981, № 5, с. 15—27. — *Шенников А. П.* Луговая растительность СССР. — В кн.: Растительность СССР, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 426—647.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 5 XI 1982.

SUMMARY

The observations on reservation vegetational successions in the Mikhailovsk virgin land reserve (the Sumsk District) are summarized. The evidence from the periodic large scale mapping and descriptions of the vegetation are indicative of the intensification of mesophytization process. The role of woody-shrub vegetation and accompanying herbaceous components of phytocoenoses is markedly increased. The view regarding the secondary, dominated by the forest, character of the vegetation of the Mikhailovsk virgin land reserve is discussed. A considerable degree of vegetational transformation is caused by its disparity with the complex of modern conditions. In the proposed version of the long-term forecast, the increase of the area occupied by the tree-shrub vegetation and by the shrub steppe is pointed out. To preserve steppe vegetation, it is necessary to introduce a combined mowing and grazing action upon the vegetation.

УДК 571.162+581.143 : 582 : 998

В. Б. Волкович

СООТНОШЕНИЕ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ РАСТЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ *ARUNCUS VULGARIS* (*ROSACEAE*) И ОСОБЕННОСТИ ИХ РОСТА И РАЗВИТИЯ

V. B. VOLKOVICH. THE RATIO OF MALE AND FEMALE PLANTS IN THE POPULATIONS OF *ARUNCUS VULGARIS* (*ROSACEAE*) AND SPECIFIC FEATURES OF THEIR GROWTH AND DEVELOPMENT

В различных условиях произрастания у *Aruncus vulgaris* из центральной части Северного Кавказа преобладали мужские особи, на их долю приходилось 60—65% от общей численности популяции. Женские растения к началу цветения оказывались выше мужских (в среднем на 6—8%) и превосходили их по числу листьев. Мужские растения раньше женских вступали в фазы бутонизации и цветения. Наблюдения не подтвердили предположения некоторых биологов об увеличении полового диморфизма с ухудшением условий произрастания двудомных растений.

К настоящему времени имеется много работ, в которых авторы пытаются найти общие закономерности существования популяций двудомных растений (диойкистов) (Медведев, 1958; Hartmann, 1959; Kohler, 1964; Lawrence, 1964; Martin, 1966; Mathur, 1967; Favre-Ducharte, 1968; Putwain, Harper, 1972; Сидорский, 1974, 1979; Lloyd, 1974a, b, 1980; Eshel, 1975; Геодакян, 1978; Демьянова, 1978; Charlesworth B., Charlesworth D., 1978; Волкович, 1980; Чайлахян, Хрянин, 1980; Freeman e. a., 1980).

Популяции диойкистов могут быть охарактеризованы двумя основными показателями — половым диморфизмом и соотношением полов. Особенно важную роль в жизни популяции играет соотношение полов.

Именно оно определяет пыльцевой режим, успешность семенного размножения и даже адаптационные возможности популяции. В. А. Геодакян (1978) считает, что количество пыльцы в популяциях диойкистов является «обобщающим рычагом», передающим популяции информацию об улучшении или ухудшении условий произрастания, и что увеличение доли мужских особей с ухудшением экологической обстановки повышает адаптационные возможности популяции.

На важность изучения пыльцевого режима популяций и соотношения полов у диойкистов неоднократно указывали и другие исследователи (Розанова, 1935; Минина, 1960; Джапаридзе, 1963; Синская, 1963; Корчагин, 1964).

Объекты и методика исследований

Объект наших исследований — волжанка обыкновенная *Aruncus vulgaris* Raf. — двудомное, многолетнее травянистое растение из семейства розоцветных. Это типичное растение буковых лесов Кавказа. В полосе произрастания бука оно встречается не только непосредственно под пологом леса, но и в затемненных, часто каменистых поймах горных рек, поросших мелколесьем или кустарниками. Поднимаясь по поймам вверх, волжанка обыкновенная попадает из пояса широколиственных в пояс сосново-березовых лесов. Здесь иногда она поселяется в высокогорных березняках, но никогда не входит в состав травостоя субальпийских лугов, как это указывается в некоторых работах (Алексеев и др., 1971). В то же время в буковом лесу этот вид образует крупные заросли лишь при разреженном древостое или при наличии «окон» в пологе, причем, как правило, вдоль ручьев и ключей.

Наблюдения проводили в 1977—1981 гг. в центральной части Северного Кавказа, на территории Кабардино-Балкарской АССР на 4 участках.

Участок 1. Куртина волжанки обыкновенной в буковом лесу на западном склоне горы Большая Кизиловка в окрестностях г. Нальчика (Вольноаульское лесничество Нальчикского лесоохотничьего хозяйства). Высота 750—800 м над ур. м.; крутизна склона 30—35°; общая площадь куртины около 600 м²; она вытянута вдоль склона по межхребтовой мезодепрессии, по дну которой протекает периодически пересыхающий ручей.

Участок 2. Пойма р. Мушт, притока р. Малки (Малкинское лесничество Зольского лесхоза), поросшая *Betula litwinowii*, *Alnus incana*, *Salix caprea*, с частыми выходами скальных пород. Общая протяженность хода по пойме около 3 км, высота 1300—1400 м над ур. м.

Участок 3. Березняк в верховьях р. Малки (Малкинское лесничество). Высота 1600 м над ур. м.; северный склон 45—50°. Тип леса — березняк разнотравно-вейниковый, общая площадь обследованного участка — 0.5—0.6 га.

Участок 4. Кустарниковые заросли на каменистой россыпи на правом берегу р. Чегем в окрестностях с. Лечинкай (Лечинкаевское лесничество Чегемского лесхоза). Западный склон 30—40°; высота 800—850 м над ур. м. Преобладает *Corylus avellana*, к которому примешаны *Carpinus betulus*, *Viburnum opulus*, *Alnus incana*, *Euonymus latifolia*, *Rhododendron luteum*. Общая площадь участка около 1 га.

Границы каждого участка были естественными и определялись распространением волжанки обыкновенной, совокупность особей которой представляла фактически одну простую популяцию (в смысле Беклемишева, 1960). Глубина почвенного слоя уменьшалась от первого участка к четвертому, и в этом же направлении увеличивалась его скелетность, что вело к общему ухудшению условий произрастания.

На первом участке толщина почвенного слоя была не меньше 55—60 см и осколки горных пород почти отсутствовали, на втором имели место частые выходы скальных пород на поверхность и снижение мощности почвенного слоя до 45—50 см. На третьем участке мощность почвы не превышала 20—25 см и также наблюдались выходы обломков горных пород. Четвертый участок представлял собой сравнительно недавно заросшую каменистую россыпь, где распространение почвы носило фрагментарный характер, а ее глубина не превышала 15—20 см. Однако влажность почвы на первом, втором и четвертом участках была примерно одинаковой. Третий заметно отличался большей сухостью почвы, так как был расположен в верхней части весьма крутого склона, вдали от пойм рек и ручьев.

Учет растений на участках вели по числу кустов и побегов. Для волжанки обыкновенной характерно сравнительно короткое (до 80—90 см) и толстое (до 1.5—2 см в диам.) деревянистое корневище, от которого ежегодно отходят генеративные побеги, образующие куст (при более плотном расположении) или латку (при более рыхлом расположении). Для краткости обе эти группы побегов будем называть кустами. В каждом кусте определяли число побегов, которое колебалось от 1 до 12, но чаще всего не превышало 5, и измеряли высоту самого длинного. На первом объекте, кроме того, в фазе образования 4—5-го листа было пронумеровано 100 растений, у которых периодически измеряли высоту и определяли число листьев. После проявления пола эти данные группировали отдельно по мужским и женским растениям. Результаты измерений обрабатывали методами математической статистики. Одновременно с измерением растений вели фенологические наблюдения.

Внешне мужские и женские соцветия (колосовидные кисти, собранные в метелки до 60 см дл.) слабо различимы. Цветки желтовато-белые, мелкие, не более 3—4 мм в диам., на очень коротких цветоножках (около 1 мм дл.). Околоцветник двойной, 5-членный. В женских цветках обычно 3 пестика, реже — 4—5, в мужских цветках 10—15 тычинок, превышающих по длине околоцветник. Иногда в женских цветках имеются редуцированные тычинки (не больше 5) с очень короткими нитями и недоразвитыми пыльниками.

Результаты и их обсуждение

На площади участков мужские и женские кусты были распределены относительно друг друга равномерно, почти диффузно, без значительных скоплений однополых особей. Специальные выборочные раскопки корневищ двух соседних кустов одного пола, как правило, не обнаруживали у них общего корневища. Все это говорит о семенном происхождении большинства кустов волжанки обыкновенной и о довольно широком распространении у нее семенного размножения. В то же время лабораторная всхожесть семян оказалась низкой: у растений с первого участка она составила 6—9, а с четвертого — 10—12%. Очевидно, высокий уровень семенного размножения поддерживается у волжанки обыкновенной большим числом семян, образуемых популяцией в целом: на одном женском побеге мы насчитывали до 35—37 тыс. семян (в среднем 20—22 тыс.).

Хотя соотношение полов определяли как по числу кустов, так и по числу побегов, только первое отражает действие хромосомного механизма в распределении полов, так как фактически является соотношением между семенными поколениями.

Во всех обследованных популяциях волжанки обыкновенной заметно преобладали мужские особи как по числу кустов, так и по числу побегов (табл. 1). Одной из возможных причин этого преобладания может быть недостаточность опыления.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение полов в различных популяциях *Aruncus vulgaris*

№ участка	Пол	Число		Процент ♂ среди		χ^2		P (χ^2)	
		кустов	побегов	кустов	побегов	кусты	побеги	кусты	побеги
1	♂	186	450	57.6	62.5	7.15	45.0	<0.01	<0.001
	♀	137	270						
2	♂	96	254	61.4	62.0	7.22	23.42	<0.01	<0.001
	♀	63	156						
3	♂	47	191	64.4	74.6	5.55	62.01	<0.025	<0.001
	♀	26	65						
4	♂	92	149	61.0	61.6	18.03	12.96	<0.001	<0.001
	♀	59	93						
По всем участкам	♂	421	1044	59.6	64.1	26.20	127.97	<0.001	<0.001
	♀	285	584						

Еще К. Correns (1928) установил, что искусственное уменьшение количества пыльцы при опылении *Rumex acetosa* и *Melandrium album* влекло за собой увеличение числа мужских особей в потомстве, и наоборот. Он объяснял это тем, что между пыльцевыми зернами при опылении существует конкуренция: при большом количестве пыльцы на рыльце быстрее растут пыльцевые трубки с x-хромосомой, а при малом количестве пыльцы темпы роста трубок (x и y) одинаковы или пыльцевые трубки с y-хромосомами опережают в росте трубки с x-хромосомами. Влияние условий опыления на соотношение полов отмечали и в природных популяциях диойкистов (Медведев, 1958; Mulcahy, 1967; Волкович, 1972). Естественно, что во всех этих работах изучали третичное соотношение полов, т. е. соотношение у взрослых цветущих особей.

У растений различают также первичное (у семян) и вторичное (у всходов) соотношения полов, но методы их определения только начинают разрабатываться.

Закономерность, близкая к описанной выше, была установлена Геодакяном (1965) у животных, а именно: чем больше доля взрослых самцов в популяции (третичное соотношение полов у родителей), тем меньше самцов должно быть при рождении (вторичное соотношение полов у потомков), и наоборот. Он назвал это явление механизмом обратной связи между соотношением полов у предков и у потомков.

Если такой механизм действительно существует, то у растений он имеет по крайней мере две особенности. Во-первых, третичное соотношение полов у родителей диойкистов непосредственно влияет на третичное соотношение полов у потомков и, во-вторых, ухудшение или улучшение условий опыления может создать эффект мнимого изменения доли мужских особей в популяции, в то время как на самом деле этого не происходит.

Со второй особенностью, возможно, и связано преобладание мужских особей во всех популяциях волжанки обыкновенной. Для энтомофильной волжанки обыкновенной интенсивность опыления зависит в значительной степени от наличия или отсутствия насекомых-опылителей. Специальные наблюдения, проведенные в разгар цветения, показали, что недостаток насекомых-опылителей ощущался на всех участках. Это, вероятно, и повлекло за собой соотношение полов с преобладанием мужских растений. Однако размеры этого преобладания были не совсем одинаковыми на разных участках. Наиболее интересным представляется заметное увеличение процента мужских растений на третьем участке (по сравнению с другими) по числу кустов и особенно по числу побегов. Это свидетельствует о большей ксерофильности мужских растений волжанки обыкновенной по сравнению с женскими, так как третий участок выделялся среди других повышенной сухостью почвы.

Более высокий уровень ксерофильности мужских особей по сравнению с женскими был установлен для многих древесно-кустарниковых и некоторых травянистых диойкистов (Колелишвили, 1937; Родионенко, 1945; Калмыков, 1952; Волкович, 1966, 1972; Щипанова, 1966; Сивцев, Сизов, 1972; Ильин, 1973; Слонов, Волкович, 1974; Измайлова, Шереметьев, 1978; Fernell, Coleman, 1981; Freeman, e. a., 1982). Показана также большая устойчивость мужских особей к засолению почвы (Шахов, 1956) и к низкому почвенному плодородию (Неверова, 1971).

Различную устойчивость разнополых особей к действию отрицательных факторов среды П. Г. Светлов предложил называть половым дифференциалом чувствительности (Светлов, 1943; Светлов, Светлова, 1950).

Очевидно, общая закономерность состоит в том, что у двудомных растений гетерогаметный мужской пол в конечном счете лучше, чем гомогаметный женский, приспосабливается к ухудшению условий произрастания. Случаи же гомогаметности мужского и гетерогаметности женского пола у облигатных диойкистов (т. е. видов, у которых в норме мужские и женские цветки расположены на разных растениях или клонах), как видно, крайне редки. Пока гетерогаметность женского пола обнаружена только у некоторых полиплоидных двудомных видов земляники (*Fragaria orientalis*, *F. elatior*) (Розанова, 1935; Уильямс, 1968).

Согласно гипотезе Геодакяна (1974, 1978), мужская часть популяции характеризуется более широкой фенотипической изменчивостью, чем женская. Это ведет к увеличению доли мужских особей в неблагоприятных условиях произрастания, и в частности на границе ареала вида. Е. Н. Синская (1963) считает, что граница (край) минимум-ареала вида будет там, где состав популяции резко изменяется. В популяциях диойкистов это относится прежде всего к изменению соотношения полов. Третий участок расположен на границе высотного распространения волжанки обыкновенной (т. е. на краю ее высотного минимум-ареала), так как выше горных березняков она практически не встречается. Следовательно, резкое изменение соотношения полов на этом участке находит еще одно объяснение, которое впрочем также является следствием лучшей адаптации мужской части популяции к неблагоприятным условиям произрастания.

Что касается увеличения скелетности почвы с одновременным уменьшением ее мощности (без существенного изменения влажности), то этот фактор слабо влиял на соотношение полов у волжанки обыкновенной, о чем говорят близкие значения процента мужских растений на первом, втором и четвертом участках.

Исходя из вышесказанного, ряд возможных биологических механизмов (в направлении уменьшения их значения), ответственных за соотношение полов у волжанки обыкновенной, может иметь следующий вид: хромосомный механизм распределения полов → механизм обратной связи → половой дифференциал чувствительности.

Хорошо выраженное уменьшение средней высоты растений от первого участка к четвертому (табл. 2) есть следствие главным образом ухудшения общих условий произрастания и отчасти — некоторого увеличения освещенности.

На всех участках по высоте женские растения превосходили мужские. Разница в высоте была наиболее сильно выражена и оказалась статистически достоверной в оптимальных условиях произрастания (критерий достоверности разницы td составил 2.7 при достаточном 2.2) и постепенно уменьшалась с ухудшением экологических условий, что еще раз говорит о лучшей приспособленности мужских растений по сравнению с женскими к неблагоприятным условиям среды и об ограниченности угнетающего действия плодоношения на рост женских растений.

Число побегов в кусте (табл. 2) в среднем по всем объектам оказалось бóльшим у мужских растений. Хотя достоверность разницы была одинаково высокой на первом и третьем участках, по абсолютным числам она была значительно большей на третьем участке, чем на первом (1.6 против 0.4), что также свидетельствует о лучшей адаптации мужских растений к условиям высокой сухости почвы.

ТАБЛИЦА 2

Высота и число побегов у мужских и женских растений *Aruncus vulgaris*

№ участка	Пол	Средняя высота, см	*V*, %	*P*, %	*td*	Среднее число побегов в кусте	*V*, %	*P*, %	*td*
1	♂	157.3 ±4.3	18.4	2.7	2.7	2.4 ±0.09	53.7	3.7	4.1
	♀	174.3 ±4.5	15.2	2.6		2.0 ±0.07	44.6	3.5	
2	♂	140.4 ±2.4	16.8	1.7	1.9	2.6 ±0.17	62.5	6.4	0.7
	♀	147.4 ±2.8	15.3	1.9		2.5 ±0.16	51.8	6.5	
3	♂	125.4 ±3.1	17.1	2.5	1.8	4.1 ±0.42	70.7	10.3	3.0
	♀	133.5 ±4.4	16.6	3.3		2.5 ±0.81	64.4	12.4	
4	♂	120.0 ±2.4	18.9	2.0	1.2	1.6 ±0.19	55.6	5.5	0.0
	♀	124.2 ±2.7	16.8	2.2		1.6 ±0.11	52.9	7.0	
Среднее по всем участкам	♂	133.9 ±1.4	17.8	1.1	4.4	2.5 ±0.07	59.3	2.8	4.8
	♀	134.1 ±1.6	15.2	1.1		2.0 ±0.06	49.7	2.9	

Кусты волжанки обыкновенной редко состояли из большого числа побегов, около 80% кустов имели 1—3 побега. Женские особи в этом отношении были более стабильны, чем мужские: варьирование числа побегов в кусте среди женских растений было заметно меньшим, чем среди мужских, и эта разница постепенно сокращалась от первого участка к четвертому (о чем говорят соответствующие изменения коэффициента вариации *V*). Такая же тенденция в целом наблюдалась и в отношении изменения разницы между средним числом побегов в мужских и женских кустах. Разница в средней высоте мужских и женских растений также сокращалась от первого участка к четвертому. Таким образом, половой диморфизм по всем этим признакам уменьшался с ухудшением условий произрастания. Уменьшение разницы в высоте мужских и женских особей в наиболее неблагоприятных условиях произрастания ранее было отмечено нами для *Antennaria dioica* и *Cannabis sativa* (Волкович, 1972, 1977). Все эти факты противоречат предположению Геодакяна (1978) об увеличении полового диморфизма с ухудшением экологических условий. Изучение динамики роста и развития волжанки обыкновенной на первом участке (табл. 3) показало, что женские особи обгоняли мужские по высоте и числу листьев только к началу цветения. До этой фазы статистически достоверной разницы по этим признакам не обнаружено. Аналогичные данные были получены для *Aralia nudicaulis* (Barrett, Helenurm, 1981).

После начала цветения наиболее высокие мужские растения резко снижали скорость роста, в то время как более низкорослые особи продолжали расти достаточно активно. В результате разница в высоте мужских растений заметно

ТАБЛИЦА 3

Динамика роста и развития мужских и женских растений *Aruncus vulgaris* в буковом лесу (участок 1)

Дата	Фенофаза	Высота, см			Число листьев		
		♂	♀	*td*	♂	♀	*td*
7 V	Вегетация	61.6±2.1	62.4±1.9	0.3	5.2±0.17	5.2±0.20	0.0
19 V	Начало бутонизации	103.1±3.9	107.4±4.7	0.7	7.5±4.7	7.4±0.30	0.3
28 V	Массовая бутонизация	124.7±4.9	133.6±5.9	1.2	8.3±0.20	8.6±0.30	0.8
12 VI	Начало цветения	146.8±5.8	169.8±8.0	2.3	8.8±0.21	10.6±0.49	3.4
3 VII	Окончание цветения	150.8±5.7	177.1±7.9	2.7	8.8±0.21	10.6±0.49	3.4

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Дата	Фенофаза	*V*, %				*P*, %			
		высота		число листьев		высота		число листьев	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
7 V	Вегетация	16.4	13.1	15.5	17.1	3.4	3.0	3.3	3.3
19 V	Начало бутонизации	17.8	19.3	10.8	17.7	3.8	4.4	2.3	4.0
28 V	Массовая бутонизация	18.7	19.5	11.3	15.3	3.9	4.4	2.4	3.5
12 VI	Начало цветения	18.6	20.6	11.4	20.2	4.0	4.7	2.4	4.6
3 VII	Окончание цветения	11.2	19.5	11.4	20.2	3.7	4.4	2.4	4.6

уменьшалась. У женских растений наибольшее увеличение разницы в росте отдельных особей наблюдалось в фазе начала бутонизации. В дальнейшем вплоть до окончания цветения как высокие, так и более низкорослые женские растения росли в одном темпе.

Фенологические наблюдения, проведенные также на первом участке (табл. 4), выявили, что мужские растения волжанки обыкновенной несколько раньше женских вступали в фазы бутонизации и цветения. 19 мая бутоны наблюдались у 77.2% мужских и только у 36.8% женских растений. 12 июня цвели 68.4% мужских и 21.1% женских растений.

ТАБЛИЦА 4

Результаты фенологических наблюдений над мужскими и женскими растениями *Aruncus vulgaris* в буковом лесу

Дата	Фенофазы	Процент растений, находящихся в фенофазе	
		♂	♀
7 V	Вегетация	100	100
19 V	»	22.8	63.2
	Начало бутонизации	63.9	36.8
	Массовая бутонизация	13.3	0.0
28 V	» »	100	100
12 VI	» »	31.6	78.9
	Начало цветения	59.2	15.8
	Массовое цветение	9.2	5.3
3 VII	» »	100	100

Итак, в популяциях *Aruncus vulgaris* среди генеративных особей численно стабильно преобладают мужские растения, которые составляют в среднем 60—

65%. Возможные причины этого — затрудненность опыления и лучшая приспособляемость мужских растений к ухудшению условий произрастания (в частности к повышенной сухости почвы).

В исследованных условиях высота женских растений больше мужских (в среднем на 6—7%), но разница в высоте уменьшается с ухудшением экологической обстановки. В условиях букового леса женские растения волжанки обыкновенной обгоняют мужские по высоте и числу листьев только к началу цветения. Мужские растения волжанки обыкновенной вступают в фазы бутонизации и цветения раньше женских.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., Вехов В. И., Гапочка Г. П. и др. Травянистые растения СССР, т. 1. М.: Мысль, 1971. 448 с. — *Беклемишев В. Н.* Пространственная и функциональная структура популяций. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, вып. 2, с. 136—198. — *Волкович В. Б.* О соотношении мужских и женских клонов и деревьев осины в лесах Ленинградской области.— Лесной журн., 1966, № 2, с. 22—24. — *Волкович В. Б.* Соотношение полов и особенности роста разнополых особей *Antennaria dioica*. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 10, с. 1278—1286. — *Волкович В. Б.* Влияние рентгеновского облучения и теплового шока на всхожесть, выживаемость, рост и соотношение мужских и женских особей конопли. — Радиобиология, 1977, т. 17, № 3, с. 454—457. — *Волкович В. Б.* Возможные биологические механизмы формирования соотношения полов у двудомных растений. — В кн.: Вопросы ботаники. Нальчик: КБГУ, 1980, с. 103—119. — *Геодакян В. А.* О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов. — В кн.: Проблемы кибернетики, т. 13. М.: Наука, 1965, с. 187—194. — *Геодакян В. А.* Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 3, с. 376—385. — *Геодакян В. А.* Количество пыльцы как передатчик пластичности растений. — Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 5, с. 743—754. — *Демьянова Е. И.* Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных видов: Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 120. — *Джапаридзе Л. И.* Пол у растений, т. 1. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1963. 308 с. — *Измайлова Н. Н., Шереметьев С. Н.* Водный режим доминантов фисташковых редколесий Бадхыза: Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 236. — *Ильин А. М.* Соотношение полов у осины в разных условиях произрастания. — Экология, 1973, № 2, с. 92—93. — *Калмыков С. С.* Фисташники Казахстана — неиспользованный резерв природных богатств. — Лесн. хоз-во, 1952, № 2, с. 49—53. — *Колелишвили М.* Освоить туркменский инжир. — Сов. субтропики, 1937, № 12, с. 40—44. — *Корчагин А. А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника, т. 3. М.; Л.: Наука, 1964, с. 39—125. — *Медведев П. Ф.* О хозяйственно-биологических особенностях двудомных растений *Urtica dioica*. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 12, с. 1704—1708. — *Минина Е. Г.* Определение пола у лесных древесных растений (сексуализация древесных): Тр. Инст. леса, 1960, т. 47, с. 71—146. — *Неверова Л. Н.* Соотношение разнополых особей и содержание в них танидов у некоторых видов ивы в окрестностях Уральска. — Растит. ресурсы, 1971, т. 7, № 1, с. 77—80. — *Родионенко Г. И.* Биологические особенности туранги — *Populus deversifolia* Schrenk. — Сов. бот., 1945, № 6, с. 35—40. — *Розанова М. А.* Проблема пола у высших растений. — В кн.: Теоретические основы селекции растений, т. 1. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935, с. 145—165. — *Светлов П. Г.* О различной выносливости к голоду и иным вредным факторам самцов и самок Drosophila melanogaster. — ДАН СССР, 1943, т. 41, № 8, с. 1543—1548. — *Светлов П. Г., Светлова М. Г.* Половые различия в стойкости к действию повреждающих агентов у двудомных растений. — ДАН СССР, 1950, т. 70, № 4, с. 741—744. — *Сивцев М. В., Сизов С. С.* Особенности водного режима мужских и женских особей двудомных растений как показатель приспособленности к недостаточному водообеспечению. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1972, № 10 (106), с. 78—83. — *Сидорский А. Г.* Биологические основы половой дифференциации высших растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1974, № 4, с. 251—261. — *Сидорский А. Г.* Современные представления о вероятных эволюционных причинах появления раздельнополых форм у покрытосеменных растений. — Усп. совр. биологии, 1979, т. 88, № 3 (6), с. 445—456. — *Синская Е. Н.* Проблема популяций у высших растений. Л.: Сельхозиздат, 1963. 124 с. — *Слонов Л. Х., Волкович В. Б.* Влияние удобрения и орошения на соотношение полов и биохимические показатели разнополых особей южной конопли. — Учен. зап. Каб.-Балк. НИИ. Нальчик, 1974, т. 26, с. 199—210. — *Уильямс У.* Генетические основы и селекция растений. М.: Колос, 1968, с. 224—248. — *Чайлахян М. Х., Хрянин В. П.* Гормональная регуляция проявления пола у растений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 2, с. 153—172. — *Шахов А. А.* Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с. — *Щипанова И. А.* К биологии фисташки *Pistacia mutica*. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 8, с. 1826—1845. — *Barrett S. C. H., Helenurm K.* Floran sex ratios and life history in *Aralia nudicaulis* (*Araliaceae*). — Evolution (USA), 1981, vol. 35, N 4, p. 752—762. — *Charlesworth B., Charlesworth D.* A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. — Amer. Natur, 1978, vol. 112, N 988, p. 975—997. — *Correns K.* Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den hohren Pflanzen. — Handb. Vererbungwis., 2. Berlin, 1928. 130 S. — *Eshel I.* Selektion on sex-ratio and the evolution of sex-determination. — Heredity, 1975, vol. 34, N 3, p. 351—361. — *Favre-Ducharte M.* Point de vur sur l'apparition et la repartition des sexes au cours de plantes. — Bul. Soc. Bot. France, 1968, t. 115, N 9, p. 515—521. — *Fernel J.*, *Coleman B.* Environment forces plants to change sex. — New Sci., 1981, vol. 89, N 1239, p. 339—345. — *Freeman D. C.*, *Harper K. T.*, *Charnov E. L.* Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses. — Oecologia, 1980, vol. 47, N 2, p. 222—232. — *Freeman D. C.*, *Mcarthur E.*, *Durand B.* A comparison of twig water stress between males and females of six species of desert shrubs. — Forest Sci., 1982, vol. 28, N 2, p. 304—308. — *Hartmann M.* Die Sexualität. Das Wesen und die Grandgesetze der Geschlechtsbestimmung in Tier- und Pflanzenreich. Stuttgart, 1959. — *Köhler D.* Geschlechtsbestimmung bei Bleütenpflanzen. — Ergebnisen Biol., 1964, Hf 27, S. 98—115. — *Lawrence C. W.* Genetik studies on wild populations of *Melandrium.* — Heredity, 1964, vol. 19, N 1, p. 1—19. — *Lloyd D. G.* Female prodominant sex ratios in angiosperms. — Heredity, 1974a, vol. 32, N 1, p. 35—44, — *Lloyd D. C.* The genetic contributions of individual males and females in dioecios and gynodioecious angiosperms. — Heredity, 1974b, vol. 32, N 1, p. 45—51. — *Lloyd D. G.* Sexual strategy in plants. 2nd Int. Congr. Syst. and Evol. Biol. Vancouver, Juli 17—24, 1980, Abstr. S. J. s. a., p. 100. — *Martin F. W.* Sex ratio and sex determination in *Dioscorea.* — Heredity, 1966, vol. 57, N 3, p. 95—97. — *Mathur M.* Sex determination in angiosperms. — Botanica (India), 1967, vol. 17, N 1, p. 10—13. — *Mulcahy D. L.* Optimal sex ratio in *Silene alba.* — Heredity, 1967, vol. 22, N 3, p. 411—423. — *Putwain P. D.*, *Harper J. L.* Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella.* — J. Ecol., 1972, vol. 60, N 1, p. 113—129.

Кабардино-Балкарский государственный университет,
Нальчик.

Получено 9 XII 1982.

SUMMARY

The studies have been conducted in the central part of the North Caucasus. Male individuals have been established to be dominant in all populations of *Aruncus vulgaris*, and amount to 60—65% ot the total population number. This is probably connected with a better adaptation of male plants to the unfavourable growth conditions. Female plants are 6—7% on the average higher than the male ones, but they start to predominate in height and number of leaves only by the time of flowering. With the progress of unfavourable growth conditions the difference in the mean height of male and female individuals is decreased. Male plants earlier than female ones start to produce flower buds and flowers.

СООБЩЕНИЯ

УДК 632.937.2 : 582.998 : 633.2.03 : 581.526.53 (470.57)

**Н. В. Алексеева-Попова, А. В. Косицин, Т. И. Игошина,
Н. Л. Ильинская**

МЕТАЛЛОУСТОЙЧИВЫЕ ПОПУЛЯЦИИ *ASTER ALPINUS* (*ASTERACEAE*) НА ОБОГАЩЕННЫХ СВИНЦОМ, ЦИНКОМ И МЕДЬЮ ПОЧВАХ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА БАШКИРСКОЙ АССР

N. V. ALEXEEVA-POPOVA, A. V. KOSITZYN, T. I. IGOSHINA, N. L. ILYINSKAYA. METALLTOLERANT POPULATIONS OF *ASTER ALPINUS* (*ASTERACEAE*) ON LEAD-, ZINC-, AND COPPER-ENRICHED SOILS OF MEADOW STEPPES OF THE NORTH-EAST OF BASHKYR ASSR

Исследовали устойчивость к свинцу, цинку и меди популяций *Aster alpinus* из местообитаний, различающихся по содержанию этих металлов в почвах. На проростках семян, собранных в природных условиях, методом корневого теста изучена устойчивость к разным концентрациям Pb, Zn, Cu в растворе. Обнаружены различия в металлоустойчивости трех популяций *A. alpinus*, соответствующие содержанию металлов в почвах. Выявлена популяция, достоверно отличающаяся повышенной устойчивостью к свинцу. Отмечена высокая металлоустойчивость *A. alpinus* как вида в целом.

Известно, что на формирование растительного покрова большое влияние оказывает характер подстилающих горных пород и особенно их химический состав. Рудная минерализация горных пород вызывает насыщение почв избыточным количеством химических элементов, в основном тяжелых металлов. Содержание тяжелых металлов в таких почвах в десятки и сотни раз выше, чем фоновое, и может быть токсичным для растений. Такие регионы выделяются по составу флоры и характеру растительности. В составе сообществ на обогащенных металлами почвах наряду с видами-металлофитами встречаются с высоким обилием и обычные виды местной флоры. Адаптация этих видов к токсическим содержаниям металлов может происходить за счет формирования устойчивых популяций. У *Agrostis tenuis*, *A. stolonifera*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca ovina*, *Silene cucubalus* и ряда других видов выявлены популяции, устойчивые к меди, цинку, свинцу, никелю (Simon, Léfébvre, 1977; Cox, Hutchinson, 1980; Karataglis, 1980). Часто специфические металлофиты на обогащенных почвах вообще отсутствуют, но многие виды представлены устойчивыми популяциями.

Металлоустойчивые популяции — хороший объект для изучения внутривидовой дифференциации и механизмов устойчивости к тяжелым металлам. В последнее время ведутся интенсивные исследования таких популяций, но преимущественно на растениях, произрастающих на рудничных отвалах. Небольшое число металлоустойчивых популяций выявлено для видов естественных фитоценозов в районах высоких природных обогащений. Неизвестно, насколько широко распространено это явление, при каком уровне содержания тяжелых металлов в почве формируются устойчивые популяции.

Изучение реакции растений на загрязнение среды тяжелыми металлами является одной из задач биологического мониторинга окружающей среды. Для расчета допустимых нагрузок на экосистемы необходимо знать сравнительную устойчивость разных видов к действию загрязнителя, естественное содержание загрязняющих веществ, безвредное для растений, и тот уровень тяжелых металлов в среде, который приводит к адаптационным перестройкам организма.

Цель нашей работы — изучение металлоустойчивости дикорастущих видов ненарушенных фитоценозов в районе с повышенным содержанием тяжелых металлов в почве. Исследования проводили в Учалинском р-не Башкирской АССР, который входит в состав Западно-Сибирской провинции Европейско-Сибирской лесостепной области («Геоботаническое районирование СССР», 1947). Район расположен в лесостепной зоне, в подзоне южной сосновой степи, в Учалинском округе березовых и сосновых лесов, разнотравно-ковыльных и типчаковых степей (Жудова, 1966). Большие площади степей распаханы, но петрофитные варианты степной растительности сохранились в предгорной части на маломощных и каменистых почвах.

Материал и методика

Для исследования были выбраны четыре участка луговой степи на расстоянии от 3 до 13 км друг от друга. Участки 3 и 4 находились в зоне геохимических аномалий, 1 и 2 — на сходных по рельефу, почвам и растительности территориях за пределами аномалий (фоновые участки). На всех участках на пробных площадках были сделаны геоботанические описания, взято в среднем по 5 образцов почв из корнеобитаемого слоя. Для анализа химического состава растений на каждом участке для каждого вида был взят один смешанный образец, составленный из 20—30 растений.

В почвах определяли содержание 27 химических элементов методом приближенного количественного спектрального анализа на спектрографе СТЭ-1. В растениях определяли содержание Zn, Cu, Pb на атомно-абсорбционном спектрофотометре С-410.

В сравниваемых местообитаниях были собраны семена 12 видов. Исследования прорастания семян и способности их проростков к развитию на питательных растворах показали, что наибольшей всхожестью семян и жизнеспособностью обладали *Aster alpinus*, *Filipendula vulgaris*, *Genista tinctoria*, *Melica nutans*. Так как наиболее представительные и достоверные данные были получены на *Aster alpinus*, изложение результатов исследования в статье будет ограничено этим видом, семена которого были собраны на участках 1, 3, 4. Совокупность особей *A. alpinus* на каждом участке мы рассматриваем как отдельную популяцию и обозначаем в соответствии с номерами участков. Мы не наблюдали морфологических различий между растениями сравниваемых популяций.

Металлоустойчивость изучали методом корневого теста (Wilkins, 1957, 1978), который обычно используется для сравнения устойчивости отдельных видов и рас. Одним из самых ранних и общих для всех растений признаков угнетения при избытке тяжелых металлов является торможение роста, которое в первую очередь проявляется на корнях. Этот эффект легко поддается количественной оценке путем измерения прироста корней за определенный срок.

Так как в отечественной литературе отсутствуют данные о металлоустойчивости растений, мы подробно излагаем принцип метода и нашу модификацию. Для характеристики металлоустойчивости служит индекс устойчивости I_t (index of tolerance), который определяют по следующей формуле

$$I_t = l_{me}/l_c,$$

где l_{me} — прирост корней на растворе с исследуемым металлом, l_c — прирост на растворе того же состава, но без металла. Для измерений обычно используют придаточные корни черенков или корни проростков, полученных из семян сравниваемых видов или популяций. Мы применяли метод, предложенный D. Jowett (1964): группа подопытных растений делится пополам и обе подгруппы выращиваются на контрольном растворе и растворе с металлом одновременно. В качестве l_c и l_{me} в формуле для расчета I_t используются средние значения прироста в обеих подгруппах.

Единая методика определения металлоустойчивости еще не выработана, применяются контрольные растворы разного состава. Раствор, на котором выращиваются растения, должен отвечать ряду противоречивых требований: поддерживать жизнедеятельность растений на протяжении опыта, и в то же время составляющие его элементы не должны образовывать нерастворимых соединений с тяжелыми металлами (что легко делают фосфаты), не должны конкурировать с ними при поглощении и уменьшать их токсичность (что характерно для кальция). В абсолютной форме эти требования несовместимы, и некоторые исследователи используют в качестве фона дистиллированную воду (Simon, Léfébvre, 1977; Simon, 1978) или полный питательный раствор (Hogan e. a., 1977; Coughtrey, Martin, 1978). Чаще всего применяют раствор азотнокислого кальция в концентрации 0.5 или 1.0 г/л. Предварительные опыты показали, что изучаемые нами виды не могут расти на таких средах, и мы модифицировали состав раствора. Эмпирически был подобран раствор, содержащий $5 \cdot 10^{-4}$ M $Ca(NO_3)_2$ и $1 \cdot 10^{-3}$ M KCl, который и был использован в дальнейшей работе. В таком растворе отсутствует вредное для растений действие несбалансированности дву- и одновалентных катионов и уменьшается нежелательный сдвиг pH, вызванный быстрым поглощением нитратных ионов. Проростки *Aster alpinus* успешно развивались на нем в течение месяца, после чего наступало угнетение роста. На растворе этого состава выращивали растения контрольного варианта, в других вариантах к нему добавляли определенные количества нитрата свинца или сульфатов цинка или меди для создания требуемой концентрации металла.

Семена проращивали на дистиллированной воде. 7-дневные проростки по 25—30 штук помещали между двумя слоями фильтровальной бумаги, которую скатывали в виде трубки. Рулоны с проростками ставили в вертикальном положении в стеклянные стаканы с растворами, уровень которых поддерживался на высоте $^2/_3$ от высоты рулона. В стакан с раствором одного состава помещали проростки всех сравниваемых популяций. Стаканы накрывали стеклянным колпаком для уменьшения испарения. Опыты проводили при естественном освещении в вегетационном домике в течение 3—4 недель. Каждые 5—7 дней у проростков измеряли длину самого длинного корня. Растворы заменяли свежими в день измерения. Из-за больших различий в интенсивности роста проростков для получения воспроизводимых результатов в каждом варианте использовали 50—75 проростков. В течение опыта наблюдали гибель проростков, особенно значительную при больших концентрациях металлов. Погибшие растения не учитывали при вычислении индекса устойчивости.

При указанном объеме опыта результаты были статистически достоверными, так как величина критерия значимости p для индексов устойчивости была в пределах $0.01 \leqslant p \leqslant 0.05$. В немногих случаях было получено значение p в пределах $0.05 \leqslant p \leqslant 0.1$, что превышает обычно допустимые значения, но не исключает возможности использования результатов (Бейли, 1963).

Для определения изменений металлоустойчивости во времени индекс устойчивости вычисляли для каждого интервала между измерениями, которые производили 4—5 раз в течение опыта. Для вычисления общих индексов устойчивости в формулу подставляли значения приростов за все время опыта.

Результаты и их обсуждение

Растительность изученного района представлена остепненным лугом и каменистой степью. Флористический состав сравниваемых участков близок по численности видов (около 80), злаки и бобовые составляют в среднем по 13, разнотравье — 74%. Проективное покрытие травостоя остепненного луга на всех четырех участках 95%, а в каменистой степи в зоне аномалий вдвое ниже, чем за ее пределами. Вопрос о том, вызвано ли это геохимическими причинами, требует специального изучения.

Исследование химического состава почв обнаружило определенные различия в содержании ряда элементов. Среднее для участка содержание 18 химических элементов в процентах при расчете на прокаленную почву представлено в табл. 1. Элементы Be, W, Bi, Ce, Yb, La, Sb, As, Li не были обнаружены или оказались в незначительном количестве в отдельных образцах, поэтому данные по ним не приводятся.

Наибольшие различия между участками найдены в содержании Zn, Cu, Pb. В табл. 2 приведено их среднее содержание в миллиграммах на 1 кг воз-

ТАБЛИЦА 1

Содержание химических элементов в почвах (в процентах на прокаленную почву)

Элемент	Порядок содержания	Участок 1	2	3	4
K	n	1.1	1.6	1.1	1.2
Na		0.7	0.8	0.6	0.6
P	$n\cdot10^{-2}$	10	5	9	9
Ti		49	30	32	24
Ba		4	4	9	6
Mn		12	12	16	17
Cu	$n\cdot10^{-3}$	7	6	11	8
Zn		23	20	61	41
Ni		4	3	3	3
Sr		7	13	9	8
V		25	15	27	24
B		8	8	7	13
Pb	$n\cdot10^{-4}$	19	15	58	23
Cr		80	55	67	59
Co		29	14	24	16
Cd		5	4	5	5
Sn		3	3	3	3
Mo		4	2	6	3

душно-сухой почвы, так как этот способ выражения в последнее время становится общепринятым. Ниже мы используем два способа расчета: в процентах на прокаленную почву и в миллиграммах на 1 кг воздушно-сухой почвы.

ТАБЛИЦА 2

Среднее содержание металлов в почве (мг/кг воздушно-сухой почвы)

Участок	Cu	Zn	Pb
1	52	185	14.5
2	49	162	11.5
3	89	559	46.0
4	65	325	16.0

ТАБЛИЦА 3

Индекс устойчивости *A. alpinus* к свинцу

№ популяции	Концентрация свинца в растворе, М				
	$2\cdot10^{-4}$	$3\cdot10^{-4}$		$4\cdot10^{-4}$	
	номер опыта				
	1	2	3	4	5
1	0.55	0.19	0.38	0.33	0.13
3	0.65	0.36	0.52	0.52	0.27
4	0.45	0.28	0.29	0.27	0.21

Содержание большинства химических элементов в исследованных почвах соответствует среднему содержанию в почвах СССР, а для Mn, Mo, Co, Cu, Zn и Pb превышает его (Виноградов, 1957; Ковда и др., 1959).

Концентрация меди в почвах исследованного района превышает региональное содержание для почв Башкирской АССР (Шарова и др., 1963). На участках 4 и особенно 3 содержание меди в почве выше 60 мг/кг, такое содержание находили в почвах и над другими медно-колчеданными месторождениями Южного Урала (Скарлыгина-Уфимцева и др., 1976). В этом случае уже можно ожидать токсического действия меди: при концентрации ее в почве от 15 до 60 мг/кг биологические реакции живых организмов находятся в норме, при более высоких появляются эндемические заболевания (Ковальский, Андрианова, 1970). В степной зоне на юге Башкирии в биогеохимических провинциях с концентрацией меди в почве от 25 до 42 мг/кг наблюдается морфологическая изменчивость у отдельных видов растений (Скарлыгина-Уфимцева и др., 1976). Мы не отмечали морфологических изменений у растений на участках 3 и 4.

Почвы всех участков обогащены цинком (табл. 1), содержание которого значительно выше регионального для почв Башкирской АССР — $10\cdot10^{-3}$% (Скляров, 1964), что в свою очередь вдвое выше среднего в почвах СССР. Най-

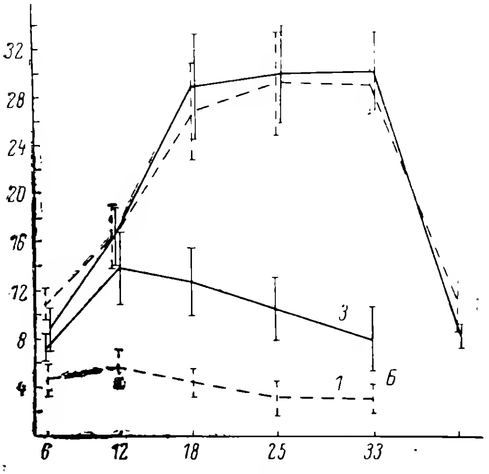


Рис. 1. Изменение прироста корней *Aster alpinus* на растворах контрольном (*А*) и с $3 \cdot 10^{-4}$ М Pb (*Б*) за время опыта.

1, 3 — номера популяций; *по оси абсцисс* — время, сутки; *по оси ординат* — прирост корней, миллиметры.

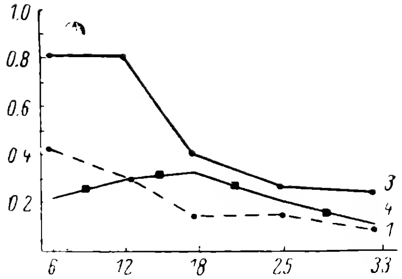


Рис. 2. Изменение индекса устойчивости *Aster alpinus* к свинцу (3×10^{-4} М) за время опыта.

1, 3, 4 — номера популяций; *по оси абсцисс* — время, сутки; *по оси ординат* — индекс устойчивости.

денные нами концентрации цинка превышают известные для других медно-колчеданных рудопроявлений Оренбургского Урала, где среднее содержание Zn составляет $5 \cdot 10^{-3}$% (Скарлыгина-Уфимцева и др., 1976).

В почвах участков 1 и 4 вдвое больше свинца ($2 \cdot 10^{-3}$%) по сравнению со средним содержанием его в почвах СССР (Виноградов, 1957) и фоновым в почвах Башкирского Зауралья (Засухин, 1961). Эти величины соответствуют найденным для серых лесных почв (10—25 мг/кг) и черноземов (13—28 мг/кг) в районах без рудной минерализации (Обухов, Поддубная, 1978). Такие же концентрации свинца были обнаружены в почвах рудного поля над некоторыми медно-колчеданными месторождениями (Скарлыгина-Уфимцева и др., 1976). Почвы участка 3 по сравнению с участками 1 и 2 содержат в среднем в 3.5 раза больше свинца. В отдельных точках участка 3 обнаружено $15 \cdot 10^{-3}$% свинца. Такое высокое содержание Pb отмечено в почвах в ореоле рассеяния свинцового месторождения (Ковальский, Макарова, 1978).

Почвы участка 3 отличаются от остальных также высоким содержанием Ba, Mo, Mn и в особенности Zn, Pb, Cu. Концентрации этих элементов минимальны в почвах участков 1 и 2, и хотя они превышают кларковые, эти участки и популяции произрастающих там видов рассматриваются в настоящем исследовании как фоновые.

В надземных частях растений участков 3 и 4 накапливается значительно больше Zn, чем в растениях фонового участка 1 (59.1, 44.4 и 29.4 мг/кг воздушно-сухого вещества соответственно). Небольшие различия в содержании меди в надземных частях растений сравниваемых участков (12.4 мг/кг на участке 3, 11.1 — на участке 4, 9.9 — на участке 1) могут объясняться как меньшими различиями содержаний меди в почвах, так и преимущественным накоплением меди в корнях.

Свинец прочно фиксируется в корнях и слабо передвигается, вероятно, поэтому его содержание в надземных частях растений большинства исследованных видов оказалось ниже чувствительности метода определения.

Рассмотрим результаты исследования устойчивости к Pb, Zn и Cu проростков из семян *A. alpinus* трех популяций с участков 1, 3, 4.

Угнетающее действие свинца на астру альпийскую начинается с концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ М. Меньшие концентрации могут стимулировать рост корней. Более заметной становится реакция растений при концентрации Pb $2 \cdot 10^{-4}$ М и выше. Подавляющее действие $3 \cdot 10^{-4}$ М Pb на рост корней двух популяций астры альпийской показано на рис. 1. На рисунке хорошо видно также изменение прироста корней на протяжении опыта как в контрольном варианте, так и в варианте со свинцом. Проростки, выращенные из собранных в природных местообитаниях семян, обладают очень большой внутрипопуляционной изменчивостью по интенсивности роста, о чем свидетельствует размах средних квадратичных отклонений величин прироста корней.

Металлоустойчивость проростков меняется на протяжении их роста. Характер этих изменений различен для разных металлов и зависит от их концентрации. Пример изменения индекса устойчивости в зависимости от времени пребывания проростков на растворе с $3 \cdot 10^{-4}$ M свинца показан на рис. 2.

Общие индексы устойчивости к Pb за весь срок для трех популяций *A. alpinus* приведены в табл. 3. В пяти опытах изучали действие возрастающих концентраций Pb. Наблюдается значительная разница в индексах устойчивости в опытах, проведенных в разные сроки. По-видимому, характер устойчивости к металлам в большой степени зависит от условий выращивания растений.

Как видно из таблицы, по устойчивости к свинцу выделяется популяция № 3, индекс устойчивости которой при всех колебаниях в отдельных опытах выше индекса других популяций. Разница между популяциями №№ 1 и 4 менее определенна.

Цинк начинает заметно угнетать рост корней *A. alpinus* при концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ M в растворе. При меньших концентрациях ($3 \cdot 10^{-5}$ и $6 \cdot 10^{-5}$ M) эффект менее отчетлив. Результаты действия цинка, полученные в пяти опытах, представлены в табл. 4. Они показывают, что разница между популяциями по величине индексов устойчивости к цинку менее отчетлива, чем к свинцу. Тем не менее популяцию № 3 можно считать наиболее устойчивой к Zn, а популяцию № 4 — устойчивее, чем популяцию № 1, так как при концентрации цинка 1—$2 \cdot 10^{-4}$ M соответствующее соотношение I_t сохраняется во всех трех опытах.

ТАБЛИЦА 4

Индекс устойчивости *A. alpinus* к цинку

№ популяции	Концентрация цинка в растворе, M				
	3 · 10⁻⁵	6 · 10⁻⁵	1 · 10⁻⁴		2 · 10⁻⁴
	номер опыта				
	1	2	3	4	5
1	0.89	1.36	0.40	0.73	0.23
3	0.70	1.05	0.68	0.95	0.30
4	0.89	1.23	0.63	0.87	0.23

ТАБЛИЦА 5

Индекс устойчивости *A. alpinus* к меди

№ популяции	Концентрация меди в растворе, M			
	2 · 10⁻⁵		3 · 10⁻⁵	
	номер опыта			
	1	2	3	4
1	1.05	0.96	0.72	1.02
3	1.30	1.66	1.00	0.97
4	0.89	1.02	0.78	1.09

Устойчивость астры альпийской к меди оказалась неожиданно высокой. Испытанные нами концентрации, очень высокие, если судить по имеющимся в литературе сведениям, не оказали отчетливого ингибирующего действия на растения изученных популяций. Однако и в этом случае результаты позволяют говорить о большей устойчивости к меди популяции № 3 (табл. 5).

Явное стимулирующее действие меди в концентрации $2 \cdot 10^{-5}$ M на рост корней проявилось только у растений популяции № 3. Более высокая доза — $3 \cdot 10^{-5}$ M — заметно ингибировала рост корней популяций № 1 и 4 в третьем опыте и не влияла на популяцию № 3. Разница индексов устойчивости в четвертом опыте недостоверна.

В целом астра альпийская обнаружила высокую металлоустойчивость по сравнению с другими ранее изученными видами. Угнетающее действие свинца на нее начинается с концентрации $2 \cdot 10^{-4}$ M. В то же время устойчивые популяции *Deschampsia cespitosa* (Cox, Hutchinson, 1980), *Festuca ovina* (Simon, 1978), *Agrostis tenuis* (Karataglis, 1980), собранные на почвах, содержащих до 2600 мг/кг свинца, замедляли рост уже при концентрации свинца в растворе $(1$—$5) \cdot 10^{-5}$ M. Средняя величина индекса устойчивости для этих видов при таких концентрациях составляла 0.4—0.5. У неустойчивых популяций, растущих на почвах с содержанием свинца от 22 до 70 мг/кг, I_t не превышал 0.1. Таким образом, рост корней астры альпийской тормозится в той же степени, что и у перечисленных видов злаков, при концентрациях свинца в растворе, в 10 раз более высоких. Ближе к астре альпийской по устойчивости оказался *Senecio vulgaris* (Briggs, 1976). Популяция этого вида, обитающая на участке с содержанием Pb в почве 1.8 мг/кг, имела при выращивании на растворе с $2 \cdot 10^{-4}$ М Pb I_t, равный 0.5—0.7. Рост устойчивых популяций *S. vulgaris* из местообитаний с обогащением почв Pb до 300—600 мг/кг под действием такой же концентрации свинца стимулировался.

Относительно высока также устойчивость астры альпийской к цинку. При концентрации $3—6 \cdot 10^{-5}$ М *Agrostis tenuis* (Karataglis, 1980), *Anthoxantum odoratum* (Karataglis, 1978), *Holcus lanatus* (Coughtrey, Martin, 1978) обнаружили заметное угнетение роста корней. *Aster alpinus* имеет соизмеримые с этими видами индексы устойчивости при более высоких концентрациях цинка — $1 \cdot 10^{-4}$ и $2 \cdot 10^{-4}$ М. Только галмейный вид *Armeria maritima* обладает более высокой устойчивостью к цинку, так как при концентрации $3.85 \cdot 10^{-4}$ М рост корней устойчивой популяции заметно стимулируется, а I_t фоновой популяции равен 0.5 (Léfébvre, 1969).

Значительное угнетение роста корней медью описано для *Deschampsia cespitosa* и *Agrostis tenuis* в перечисленных выше работах, а также для *A. gigantea* (Hogan e. a., 1977) при концентрации $3 \cdot 10^{-6}$ и $4 \cdot 10^{-6}$ М. На рост корней устойчивой популяции № 3 астры альпийской не оказывают заметного влияния в 10 раз более высокие концентрации меди (табл. 5). Следует, правда, учитывать, что перечисленные выше результаты получены при разных составах растворов, применявшихся при определении металлоустойчивости. Существенно различались также влияющие на развитие металлоустойчивости характеристики почв, с которых собирали металлоустойчивые растения, а именно содержание кальция, pH, доступность тяжелых металлов. Все это значительно затрудняет сопоставление результатов различных авторов.

Таким образом, мы обнаружили заметные различия в металлоустойчивости трех популяций астры альпийской, которые коррелируют с содержанием металлов в почвах их местообитаний. Наиболее четко эта корреляция проявляется в устойчивости к свинцу, содержание которого в почве участка 3 в три с лишним раза выше, чем в остальных почвах. В соответствии с этим индекс устойчивости к свинцу популяции № 3 по сравнению с другими популяциями достоверно выше. Разница в устойчивости популяций № 1 и 4 недостоверна, что объясняется небольшими различиями в содержании свинца в почвах. Несмотря на то что различия в содержании Zn в почвах столь же велики, как и Pb, разница в индексах устойчивости к нему между популяциями менее выражена. Возможно, бо́льшая токсичность свинца по сравнению с цинком вызывает более глубокие адаптационные перестройки растительных организмов на обогащенных металлами почвах.

Недостаточно определенный результат исследования устойчивости к меди может объясняться как малой разницей ее содержания в почвах изученных местообитаний, так и недостаточно высокой ее концентрацией в растворах при определении металлоустойчивости.

Итак, наши результаты показывают, что наследственная внутривидовая дифференциация устойчивости к металлам, которая до сих пор наблюдалась только при очень высоких, в основном промышленных, загрязнениях, может происходить и при незначительном природном обогащении почв тяжелыми металлами. Вероятно, внутривидовая дифференциация на почвах неблагоприятного минерального состава распространена в природе гораздо шире, чем это представляется сейчас.

Проблема металлоустойчивости и выявление металлоустойчивых популяций имеет не только теоретический, но и практический интерес в связи с возможностью использования таких популяций при рекультивации отвалов горнодобывающей промышленности и озеленении техногенно загрязненных территорий.

ЛИТЕРАТУРА

Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Мир, 1963. 272 с. — *Виноградов А. П.* Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 238 с. — *Геоботаническое* районирование СССР / Под ред. Е. М. Лавренко. Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 152 с. — *Жудова П. П.* Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа: Башкнигоиздат, 1966. 124 с. — *Засухин Г. Н.* Микроэлементы в почвах Башкирского Зауралья. — В кн.: Химизация сельского хозяйства Башкирии, вып. 3. Уфа: Башкнигоиздат, 1961, с. 33—34. — *Ковальский В. В., Андрианова Г. А.* Микроэлементы в почвах СССР. М.: Наука, 1970. 180 с. — *Ковальский В. В., Макарова А. И.* Субрегионы биосферы и биогеохимические провинции Армении, обогащенные свинцом. — В кн.: Тр. Биогеохим. лаб., т. 15. М.: Наука, 1978, с. 75—88. — *Ковда В. А., Якушевская И. В., Тюрюканов А. Н.* Микроэлементы в почвах Советского Союза. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 66 с. — *Обухов А. И., Поддубная А. Е.* Свинец в почвах и поступление его в растения. — В кн.: Тез. докл. VIII Всес. конф. по микроэлементам, т. 2. Ивано-Франковск, 1978, с. 209—210. — *Скарлыгина-Уфимцева М. Д., Черняхов В. Б., Березкина Г. А.* Биогеохимические особенности медноколчеданных месторождений Южного Урала. Л.: Изд. ЛГУ, 1976. 150 с. — *Скляров Т. А.* Лесостепные почвы Башкирской АССР, их генезис и производственная характеристика. М.: Наука, 1964. 246 с. — *Шарова А. С., Чмелев М. П., Радцева Г. Е.* Микроэлементы — медь, цинк, кобальт, молибден, марганец, бор в серых лесных почвах Башкирии. — В кн.: Серые лесные почвы Башкирии. Уфа: Изд-во БФАН СССР, 1963, с. 209—265. — *Briggs D.* Genecological studies of lead tolerance in groundsel (*Senecio vulgaris* L.). — New Phytol., 1976, vol. 77, N 1, p. 173—186. — *Coughtrey P. J., Martin M. N.* Tolerance of *Holcus lanatus* to zinc, lead and cadmium in factorial combination. — New Phytol., 1978, vol. 81, N 1, p. 147—154. — *Cox R. M., Hutchinson T. C.* Multiple metal tolerances in the grass *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. from the Sudbury smelting area. — New Phytol., 1980, vol. 84, N 4, p. 631—647. — *Hogan G. D., Courtin G. M., Rauser W. E.* Copper tolerance in clones of *Agrostis gigantea* from a mine waste site. — Canad. J. Bot., 1977, vol. 55, N 8, p. 1043—1050. — *Jowett D.* Population studies in lead tolerant *Agrostis tenuis*. — Evolution, 1964, vol. 18, N 1, p. 70—84. — *Karataglis S. S.* Studies on heavy metal tolerances in population of *Anthoxantum odoratum*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1978, Bd 91, Hf 1, S. 205—216. — *Karataglis S. S.* Differential tolerance of *Agrostis tenuis* populations growing at two mine soils to Cu, Zn, Pb. — Phyton, 1980, vol. 20, N 1—2, p. 15—22. — *Léfébvre C.* Note sur un indice de tolérance au zinc chez des populations d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. — Bul. Soc. Roy. Bot. Belg., 1969, t. 102, N 1, p. 5—11. — *Simon E.* Heavy metals in soils, vegetation development and heavy metal tolérance in plant populations from metalliferous areas. — New Phytol., 1978, vol. 81, N 1, p. 175—188. — *Simon E., Léfébvre C.* Aspects de la tolérance aux métaux lourds chez *Agrostis tenuis* Sibth., *Festuca ovina* L. et *Armeria maritima* (Mill.) Willd. — Oecol. Plant., 1977, t. 12, N 2, p. 95—110. — *Wilkins D. A.* A technique for the measurement of lead tolerance in plants. — Nature, 1957, vol. 180, N 4575, p. 37—38. — *Wilkins D. A.* The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth. — New Phytol., 1978, vol. 80, N 3, p. 623—633.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 II 1983.

УДК 582.28 (571.53) (571.54)

Бот. журн., т. 69, № 4

А. Н. Петров

ПОЛИМОРФИЗМ АГАРИКОВЫХ ГРИБОВ ПРИБАЙКАЛЬЯ

A. N. PETROV. POLYMORPHISM OF THE GILL FUNGI FROM PRIBAIKALYE

У агариковых грибов Прибайкалья наблюдаются многочисленные примеры внутривидовой изменчивости — как фенотипической, так и наследственной. Лишь некоторые из этих своеобразных форм можно считать самостоятельными таксонами, так как большей частью они слабо отличаются от типичных представителей вида и связаны с ними многочисленными переходами. Появление вполне определенного комплекса морфологических признаков у изучаемых грибов сближает их с макромицетами Заполярья, высокогорий и, возможно, степей.[1]

В основном полиморфизм грибов Прибайкалья обусловлен своеобразием фитоценотических условий в этом регионе — обилием разнообразных «переходных» местообитаний, полиморфизмом растений-автотрофов и т. п. Значительно меньше отклонений вызвано влиянием абиотических факторов. Отдельные переходные формы, сочетающие признаки сразу двух видов или внутривидовых таксонов, возможно, имеют гибридогенное происхождение.

В 1980—1981 гг. мы проводили микофлористические исследования в Южном Прибайкалье. Был обследован участок юго-западного побережья озера от ст. Выдрино до ст. Байкал, собрано около 2 тыс. гербарных образцов. Кроме того, во время работы в Отделе низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) автор ознакомился с гербарием, собранным в 1947 г. Б. П. Васильковым тоже на западном берегу Байкала, но севернее нашего района исследования, в окрестностях сел Лиственничное, Исток Ангары, Николы. Были использованы и материалы Э. Л. Нездойминого (1970) о шляпочных грибах Баргузинского заповедника (северо-восточное побережье). Выяснилось, что макромицеты Прибайкалья отличаются целым рядом морфологических особенностей: у 62 из 412 выявленных нами видов были обнаружены различные отклонения от типового диагноза. Лишь в редких случаях эти своеобразные формы можно было считать самостоятельными таксонами, так как большей частью они слабо отличались от типичных представителей вида и были связаны с ними многочисленными переходами.

Прежде всего следует отметить увеличение размеров спор у многих грибов по сравнению с европейскими и дальневосточными образцами. По форме споры обычно не различаются, хотя иногда в Прибайкалье они бывают более удлиненными. Часто крупные споры встречались у представителей родов *Cortinarius*, *Dermocybe*, *Hebeloma*, *Inocybe*, *Suillus*, *Xerocomus*, *Tricholomopsis*, реже — у *Kuehneromyces*, *Psilocybe*, *Agrocybe*, *Conocybe*, *Lepista*. Крупноспоровость сопровождалась иногда переходом от 4-споровых базидий к 2-споровым. Непостоянство числа стеригм для многих видов из родов *Laccaria*, *Conocybe* и *Galerina* хорошо известно, но, кроме представителей этих родов, 2-споровые формы были найдены нами у *Tricholomopsis decora*, *Agrocybe pediades* и *Hebeloma crustuliniforme*. На образцах *Xerocomus subtomentosus* и *Hygrophorus* sp., собранных Васильковым, им сделаны пометки «f. *bispora* Vassilk.».

«Общая тенденция некоторых грибов с продвижением на север и, по-видимому, вообще в более суровые и необычные для жизни условия . . . увеличивать размеры спор, а в отношении базидий — переходить от обычных четырехспоровых к двуспоровым» (Васильков, 1955б : 12) замечена уже давно и получает все новые подтверждения (Ячевский, 1933; Головин, 1944; Favre, 1955; Guzman, 1970; Батырова, 1977; Каламеес, 1979; Perreau, 1980). Часто подобное явление отмечается у грибов, находящихся близ границ своего распространения (Васильков, 1966, 1967, 1969, 1971; И. Пармасто, Э. Пармасто, 1982). Возможно, появление этого признака у макромицетов Прибайкалья следует расценивать как свидетельство прохождения здесь границ ареалов если не видов, то хотя бы контактирующих в этом регионе слабоотличимых, но географически или экологически викарирующих форм грибов.

Кроме увеличения размеров спор, у многих представителей сем. *Cortinariaceae* (обычно у родов *Cortinarius*, *Dermocybe* и *Galerina*, реже — у *Hebeloma* и *Inocybe*) в наших образцах вместе с нормально развитыми часто встречались уродливые споры — клиновидные или цилиндрические, светлоокрашенные, лишенные орнаментации, в 1.5—2 раза крупнее обычных. Изредка подобные аномалии мы наблюдали и у грибов из других семейств — у *Kuehneromyces mutabilis*, *Cystoderma amianthina*, *Omphalina obscura*, *Agaricus* sp., *Psathyrella* sp. Хотя такая гетероспоровость у отдельных видов родов *Cortinarius* (*C. anomalus*, *C. crassus*) и *Galerina* (*G. papillata*, *G. cerina*) вполне обычна, массовый характер этот признак приобретает редко — нам известны лишь упоминание о многочисленных спорах-уродах у *Amanita lividopallescens* из Пиреней (Parrot, 1980), у *Cortinarius decoloratus*, *Inocybe dulcamara* и некоторых других грибов из Заполярья (Васильков, 1971) и обилие их у различных паутинников из Приангарья (устное сообщение Нездойминого, сделавшей обзор рода *Cortinarius* для СССР).

Наконец, у некоторых байкальских образцов *Cortinarius camphoratus*, *C. collinitus*, *Lepiota clypeolaria*, *Tricholoma* sp. и особенно часто у *Rickenella fibula* спор вообще почти не было. Подобная олигоспория отмечена в литературе у агариковых грибов Магаданской обл. (Назарова, 1976).

Изменение размеров и формы микроструктур, полная стерильность или олигоспория карпофоров у некоторых грибов Прибайкалья едва ли могут расцениваться как обычная фенотипическая изменчивость, обусловленная неблагоприятными климатическими (и вообще абиотическими) факторами. Во-первых, в одном и том же фитоценозе в сходных условиях местообитания вариации микропризнаков отмечены не у многих найденных там грибов, а только у некоторых, хотя условия экотопа были общими для всех. Во-вторых, лишь в единичных случаях нам удалось связать подобные проявления полиморфизма с бедностью органического субстрата, температурным режимом или условиями увлажнения. Например, плодовые тела *Agrocybe pediades* с 2-споровыми базидиями и гигантскими спорами развивались в песке на берегу горной речки; в сходных условиях были собраны экземпляры *Kueхneromyces mutabilis* с крупными и уродливыми спорами; карпофоры *Tricholomopsis decora* с 2-споровыми базидиями или особо крупными спорами встречались обычно на древесине, погребенной в мох. Характерно, что все эти виды являются сапротрофами, причем мало специализированными по отношению к субстрату. Основная же часть грибов с аномалиями спороношения — облигатные микоризообразователи, и развивались они, как правило, при обычных погодных условиях. Исключение составляет *Cortinarius latus*, все образцы которого с уродливыми спорами были собраны в высокогорной тундре. Но и этот случай не противоречит нашему предположению о связи полиморфизма грибов-микоризообразователей прежде всего не с абиотическими факторами, а с появлением новых для них древесных симбионтов. Наконец, в любом случае частые и резкие фенотипические реакции возможны при условии соответствующей пластичности генотипа. Для любых живых организмов высокая степень и фенотипической, и наследственной изменчивости характерна в периферийных, «пограничных» популяциях.

Все эти замечания полностью относятся и ко многим вариациям макропризнаков у грибов изучаемого региона. Так, безусловно наследуемым оказалось появление сильного неприятного запаха у *Lepiota clypeolaria*. В одном и том же месте несколько раз в течение всего вегетационного периода были собраны как молодые, так и зрелые, но одинаково пахнущие экземпляры, тогда как по соседству в том же фитоценозе достаточно обильно плодоносили и типичные представители этого вида. Заслуживает упоминания и полное отсутствие характерного резкого запаха у некоторых исследуемых нами образцов *Lepiota cristata*, *Tricholoma album*, *Collybia impudica*. В отношении двух последних видов есть аналогичные наблюдения у Василькова и Нездойминого.

Не менее существенным представляется нам потеря горечи — специфичного для определенных видов вкуса, что также неоднократно отмечалось в Прибайкалье. Так, на некоторых образцах *Hypholoma fasciculare* и *Tricholoma album*, собранных и определенных Васильковым, им сделаны пометки «f. *inamara* Vassilk.». Судя по подробному описанию, эти экземпляры отличались от типовой формы исключительно отсутствием горького вкуса и едкого запаха. Мы не почувствовали ни малейшего привкуса горечи у некоторых карпофоров *Hypholoma fasciculare*, *Rhodocybe fallax*, *Lepiota cristata*.

Изменение окраски мякоти на разрезе является важным систематическим признаком у представителей сем. *Boletaceae*, поэтому следует упомянуть о частом и интенсивном посинении или позеленении трамы у многих трубчатых грибов в исследуемом регионе. Так, например, Нездойминого (1970) описала с северо-восточного побережья оз. Байкал особую форму *Suillus punctipes* f. *cyanescens*, которая отличается от типовой ярким посинением мякоти шляпки. В качестве паратипа указан и один из образцов Василькова с юго-западного побережья. Необычную окраску мякоти у *S. aeruginascens* из Южного Прибайкалья наблюдал Васильков (1952, 1955а). Мы обнаружили экземпляр *Boletinus pictus*, у которого трама на изломе сначала позеленела, потом посинела, тогда как у всех собранных тут же карпофоров она краснела в полном соответствии с типовым диагнозом этого вида. У некоторых исследуемых нами образцов *Leccinum holopus* основание ножки на срезе окрашивалось в чернильно-синий цвет, а у *L. testaceoscabrum* часто было настолько ярко-зеленым, что даже высушенные грибы сохраняли эту окраску.

Потеря едкого запаха и горького вкуса — достаточно распространенное явление у макромицетов полярных и высокогорных тундр (Васильков, 1955б). Наблюдений, касающихся аномального изменения цвета мякоти, значительно меньше. Обычно нетипичное посинение или позеленение трамы у грибов — в тундрах и . . . полупустынях!, так же как интенсивность запаха и вкуса, связывают с характером увлажнения субстрата (Bertault, 1964; Васильков, 1967). Нам не удалось установить подобную связь с экологическими условиями.

К проявлениям фенотипической адаптации или к обычным уродствам мы относим другие примеры изменчивости. Так, на юго-западном побережье Байкала довольно часто мы наблюдали сильное растрескивание шляпки (*Cortinarius armillatus*, *Leccinum testaceoscabrum*, *Xerocomus subtomentosus*, *Suillus aeruginascens*, *Lentinus cyathiformis*) или ножки (*Amanita crocea*, *Laccaria laccata*, *Leccinum scabrum*, *Clitocybe* sp.) — явление, обычное в степной и пустынной зонах (Васильков, 1955б; Батырова, 1977). В этом же районе, но в иных местообитаниях у *Laccaria laccata*, *Clitocybe alexandrii*, *Melanoleuca strictipes* и других видов оказался ярко выраженным другой признак, характерный уже для грибов северных или горных лесов — сильно развитая, удлиненная, «грациозная» ножка. Один из образцов *Melanoleuca cognata*, собранный Васильковым близ с. Лиственничное, был даже выделен им в качестве особой формы «f. *gracilis* Vassilk.». Появление серо-бронзового оттенка, характерной «закопченности» у *Lentinus lepideus*, *L. cyathiformis* или очень бледную окраску некоторых экземпляров *Hebeloma spoliatum*, *Marasmius siccus*, *Collybia dryophila*, *Leccinum testaceoscabrum* можно отнести и к «арктоальпийской», и к «степной» группе признаков. Сходство некоторых морфологических особенностей у грибов тундр и степей, в частности появление у тех и других оливково-свинцовой окраски, сильное выцветание шляпки, неоднократно отмечались в литературе (Васильков, 1955б, 1974; Вассер, 1975).

Перечисленные примеры разумеется не исчерпывают всего разнообразия проявлений полиморфизма у агариковых грибов Прибайкалья, но достаточно ясно показывают, насколько отличаются многие исследуемые нами образцы от типичных представителей соответствующих видов. Кроме того, здесь изредка встречаются грибы, сочетающие в различных комбинациях признаки сразу двух близких видов или внутривидовых таксонов, своеобразные «гибриды». Так, Васильков на юго-западном побережье озера обнаружил переходные в отношении окраски плодовых тел и размеров спор формы между *Tricholomopsis decora* и *T. rutilans*, *Hygrophorus eburneus* и *H. erubescens*. Собранные им образцы *Latarius hysginus* по некоторым признакам ближе к *L. trivialis*. Один из подосиновиков определен этим авторитетнейшим специалистом, давшим систематический обзор рода *Leccinum* для СССР (Васильков, 1956а, б), как *L. aurantiacum* f. *percandidum* × *L. aurantiacum* f. *rufescens*, т. е., пользуясь современной терминологией, как переходная форма между «хорошими» видами *L. percandidum* и *L. testaceoscabrum*.

В своей рукописи «Семейство *Boletaceae* в СССР» (хранится в лаборатории БИНа) Васильков приводит описание *Suillus grevillei* f. *tridentiniaffinis* из Прибайкалья. Судя по диагнозу, эта форма может расцениваться как переходная между типовой f. *grevillei*, распространенной в Европе, и f. *badius* с азиатско-американским ареалом, хотя ближе она безусловно к последней. По данным Василькова и согласно нашим наблюдениям, этот гриб нередко обильно плодоносит на юго-западном побережье Байкала. Часто встречается здесь и *S. grevillei* f. *badius*, тогда как экземпляр типовой формы был собран лишь однажды. Изредка мы находили карпофоры, которые сочетали признаки сразу двух из названных таксонов. Столь ярко выраженный полиморфизм лиственничного масленка мы связываем с интрогрессивной гибридизацией *Larix sibirica* и *L. gmelinii* в этом регионе (Бобров, 1961; Круклис, Милютин, 1977). Более подробно остановимся на этом вопросе ниже, а пока приведем еще несколько примеров.

Кроме обычных экземпляров *Camarophyllus niveus* (белоснежных, слизистых, тонкомясистых) и *C. virgineus* (коренастых, с розоватой мясистой и сухой шляпкой), в районе исследования часто встречаются грибы, сочетающие эти признаки в различных комбинациях. Переходную форму мы обнаружили между *Amanita regalis* и *A. muscaria* var. *aureola*, а для таких видов, как *A. lividopallescens*, *A. muscaria* и *A. vaginata*, найдены совершенно белые экземпляры, альбиносы.

Сразу же оговоримся, что явление альбинизма в данном случае имеет явно иной характер, чем обычное выцветание эпикутиса у грибов арктических и высокогорных тундр. Те из образцов, изменение окраски которых можно было отнести к этому типу фенотипической изменчивости, уже специально упомянуты выше — все они собраны либо на скалистом берегу озера, либо на остепненных опушках при соответствующих погодных условиях. Переходные же формы, о которых идет речь сейчас, встречены в лесах в обычных для них местообитаниях часто вместе с нормально развитыми экземплярами, полностью соответствующими типовому диагнозу одного из родительских видов. Ни автору настоящей статьи, ни другим исследователям микофлоры Прибайкалья в подобных случаях «установить какую-либо зависимость . . . от экологических условий не удалось» (Нездойминого, 1970 : 186).

Лишь однажды такая связь прослеживалась довольно отчетливо, но «виновниками» оказались опять не абиотические факторы, а смена микоризного симбионта. В июле 1981 г. близ ст. Выдрино в березово-сосновом лесу на месте вырубленного кедрово-пихтарника был найден мухомор с почти голой, ярко-оранжевой по краю шляпкой, как у *Amanita muscaria* var. *aureola*, однако центр шляпки был темно-бурым, а из остатков общего покрывала на клубневидном основании ножки был образован мощный, ровно обрезанный «воротничок», как у *A. regalis*. Скудные хлопья на шляпке и в верхней части ножки были белыми, а ниже — желтыми. Рядом, в ненарушенном кедрово-пихтарнике, были найдены типичные представители *A. regalis* с обильными лимонно-желтыми пирамидальными хлопьями на темно-бурой шляпке и с желтыми чешуйками на ножке. У поселка, в березняке, часто встречались обычные экземпляры *A. muscaria* var. *aureola* с белой ножкой и почти голой ярко-оранжевой шляпкой.

Итак, в целом у агариковых грибов исследуемого региона отчетливо выражен полиморфизм. Наблюдаемые отклонения часто характеризуются рядом общих морфологических особенностей, что свидетельствует об определенной направленности естественного отбора в Прибайкалье: увеличение размеров спор или уродливое их развитие, переход от обычных 4-споровых базидий к 2-споровым, олигоспория, потеря характерной для определенных видов горечи или едкого запаха, — все эти явления отмечаются обычно у макромицетов Заполярья и высокогорий, реже — в степной зоне. Вполне определенный комплекс фенотипических адаптаций и обычных уродств также сравним с таковым у грибов тундр и степей.

Бо́льшая часть отмеченных своеобразных форм слабо отличается от типичных представителей видов и связана с ними многочисленными переходами. Но для некоторых видов появление новых или усиление ранее слабо заметных признаков бывают выражены настолько отчетливо, что в ряде случаев можно говорить о формировании у них в условиях Прибайкалья самостоятельных разновидностей. На это обратили внимание и Васильков, судя по обилию на его байкальских образцах пометок «f. nova», и Нездойминого (1970 : 46), предполагавшая, что «эндемизм в изучаемой флоре выражен сильнее на уровне внутривидовых таксонов». В качестве примера таких молодых байкальских эндемиков назовем две формы *Suillus aeruginascens*, описанные первоначально даже в ранге видов (Васильков, 1952, 1955а), *S. punctipes* f. *cyanescens* (Нездойминого, 1970), *Xerocomus subtomentosus* f. *squarrosus*, *Lentinus cyathiformis* f. *plumbea*, *Tricholomopsis decora* f. *longispora*, *Agrocybe pediades* f. *bispora* (Петров, 1983).

Обнаружены в Прибайкалье и очень интересные переходные формы. Эти «гибриды» сочетают признаки сразу двух близких видов или разновидностей (*Tricholomopsis decora* и *T. rutilans*, *Leccinum percandidum* и *L. testaceoscabrum*, *Suillus grevillei* f. *grevillei* и *S. grevillei* f. *badius*, *Camarophyllus niveus* и *C. virgineus*, *Amanita regalis* и *A. muscaria* и др.). В то же время некоторые полиморфные, комплексные виды представлены здесь сразу несколькими формами, в том числе альбиносными (*Polyporus arcularius* — f. *arcularius*, f. *agaricoides*, f. *forquignonii*; *Suillus aeruginascens* — f. *aeruginascens*, f. *bresadolae*; *S. grevillei* — f. *grevillei*, f. *badius*; *Amanita muscaria* — f. *muscaria*, f. *alba*, f. *aureola*; *A. pantherina* — f. *pantherina*, f. *pantherinoides* и др.). Многие из этих внутривидовых таксонов могут рассматриваться в качестве географических или экологических викарионтов. В последнее время признаются мутагенная природа и таксономическое значение альбинизма у агариковых грибов (Tu, Cheng, 1978; Bendiksen, 1980; Parrot, 1980). Поэтому столь тесное сосуществование сразу нескольких близких видов или разновидностей, наличие переходных форм между ними тоже требуют особого объяснения.

Все названные особенности характерны и для высших сосудистых растений Прибайкалья. Объяснялось это явление по-разному: одни исследователи писали об исключительном «видообразующем» влиянии местных климатических условий (Поплавская, 1914; Сукачев, 1952; Васильев, 1958), другие считали, «что весь этот полиморфизм создан гибридизациями. . ., а гибридизации — геоисторическими миграциями видов, точнее флор, проникавших друг в друга, наичаще арктоальпийской, арктической в лесную и степную» (Попов, 1956 : 458).

К сожалению, ни одно из этих объяснений не является в нашем случае полностью удовлетворительным. Авторы рассматривали разные, в определенном смысле частные вопросы эволюции, поэтому и выводы их, естественно, нельзя считать универсальными, а тем более противопоставлять эти крайние точки зрения друг другу.

Действительно, в первом случае нам пришлось бы признать некую уникальность процесса видообразования в Прибайкалье. Но появление многих из рассмотренных нами признаков уже было отмечено, как правило, в Заполярье и высокогорьях, у представителей тех же полиморфных родов или даже у тех же видов грибов, что и на побережье оз. Байкал. Кроме того, образование многих, особенно промежуточных форм невозможно объяснить влиянием только климатических факторов.

Что же касается «гибридной» теории, то основная часть анализируемых нами отклонений имеет явно автохтонное происхождение — это не гибриды, а скорее мутанты, или даже проявления обычной фенотипической изменчивости. К тому же сведения о географическом распространении, экологии и потенциальных возможностях агариковых грибов к гибридизации совершенно недостаточны для обоснования подобных категоричных выводов.

Очевидно, речь идет о сложном, многогранном процессе эволюции определенной группы гетеротрофных организмов в условиях определенной географической среды. На особенностях этой среды, на своеобразии экологических условий Прибайкалья следует остановиться подробнее.

Из абиотических факторов отметим значительные амплитуды температур, высокий уровень солнечной радиации, резкие изменения влажности воздуха и почвы, активную тектоническую деятельность. Нетрудно заметить, что эти особенности района исследования имеют много общего с физико-географическими условиями как Субарктики и высокогорий, так и степной зоны, поэтому и специфичные проявления фенотипической изменчивости, и определенная направленность естественного отбора, о которых говорилось выше, легко объяснимы.

Еще более, чем от климатических условий, макромицеты зависят от характера взаимоотношений с субстратом и цветковыми растениями. Из 62 видов агариковых грибов, для которых мы отмечали те или иные отклонения, 32 являются микоризообразователями, 12 — ксилотрофами и 6 — подстилочными сапротрофами, т. е. имеют самую непосредственную связь с автотрофными растениями. Неудивительно, что первостепенное значение в нашем случае имеет характер флоры и растительности изучаемого региона.

На территории Прибайкалья многие западные виды растений имеют восточную, а бо́льшая часть восточных — западную границу распространения. Здесь наблюдаются исключительная пестрота растительного покрова, часто непосредственный контакт степной растительности с таежной и даже гольцовой. В той или иной степени эти особенности характерны для более обширного региона Восточной Сибири, чем собственно Прибайкалье, но столь отчетливо выражены они именно здесь.

В постоянно изменяющихся условиях молодой горной страны, расположенной на «перекрестке» крупных флористических и геоботанических областей, часто происходили и происходят резкие смены целых биогеоценотических комплексов. Изучаемая территория изобилует «разнообразными переходными местообитаниями» (Дылис и др., 1965 : 241), поэтому не отдельные представители, а многочисленные группировки макромицетов систематически и повсеместно оказываются в чуждых для них экологических условиях. Такие переходы к новым для них питающим субстратам и микоризным симбионтам в сочетании с изменениями температурного режима, условий увлажнения и других абиотических факторов не могли не сказаться определенным образом на эволюции грибов.

Учитывая, что явные связи типа «повышенный полиморфизм—климатические условия» или «полиморфизм—характерные местообитания» прослеживались для грибов чрезвычайно редко, особую роль мы отводим полиморфизму высших сосудистых растений, который «в Средней Сибири . . . более выражен, чем на западе» (Попов, 1956 : 458). Обилие «своеобразных рас», «многочисленных переходных форм», «примеров современного видообразования» и «гибридов» отмечалось обычно в Прибайкалье и прилегающих горах (Поплавская, 1914; Сукачев, 1952; Попов, 1956, 1957; Васильев, 1958; Бобров, 1961; Малышев, 1965). В связи с этим интересно отметить значительное участие гибридогенных форм и видов во флоре высших растений Субарктики и высокогорий, где наблюдаются аналогичные проявления полиморфизма среди тех же групп макромицетов, что и в Прибайкалье. В частности, явление интрогрессивной гибридизации, которое «во флоре Байкальской Сибири оказалось очень ярко выраженным» (Бобров, 1972 : 867), характерно и для среднеевропейских гор, и для некоторых районов Заполярья. Напомним, что большинство грибов, у которых мы отметили проявления какой бы то ни было внутривидовой изменчивости, относится к числу микоризообразователей. Среди микоризообразователей наблюдаются и наиболее значительные изменения таксономически важных признаков, причем установить при этом связь с экологическими условиями, как правило, не удается. Добавим, что в основном эти грибы являются симбионтами березы (21 вид) и лиственницы (6 видов), т. е. именно тех пород, для которых в Прибайкалье неоднократно отмечалось исключительное обилие гибридов.

Необходимо также отметить, что хотя совокупность рассмотренных выше биотических и абиотических факторов несомненно во многом способствует появлению и сохранению у изучаемых грибов многочисленных мутаций,обусловливает разнообразие фенотипической изменчивости, мы допускаем и гибридогенное происхождение для некоторых из переходных форм. В широкой полосе интрогрессии *Larix sibirica* и *L. gmelinii*, протянувшейся от южных районов Таймыра до Байкала, гибридизирует целый комплекс видов растений из родов *Betula*, *Oxytropis*, *Sanguisorba*, *Polygonum*, *Melilotus* и др. (Бобров, 1961). Это явление отмечено даже у многих представителей животного мира (Сыроечковский, 1964). При столь тесном контакте различных типов растительности, при столь частой смене экологических условий, какие происходили и происходят в Прибайкалье, не только растения и животные, но и некоторые грибы несомненно то расширяли, то сокращали свои ареалы, происходили взаимное проникновение и смешение ранее разобщенных экологически или географически викарирующих видов или форм, которые в случае физиологической совместимости, конечно, могли гибридизировать.

Следует лишь подчеркнуть, что если среди высших сосудистых растений «в интрогрессию вступают отнюдь не ближайшие виды, а напротив, виды, относящиеся к разным видовым рядам или к разным секциям рода» (Бобров, 1972 : 877), то образование гибридов у грибов мы предполагаем лишь между самыми близкими видами, а чаще — подвидами, формами, разновидностями одного вида. Несоответствие таксономических категорий объясняется, очевидно, спецификой объектов исследования. Во-первых, ареалу и дизъюнкциям рода или секции семенных растений соответствует примерно ареал вида у споровых. Соответственно и в качестве викариантов у грибов выступают, как правило, не виды, а внутривидовые таксоны. Во-вторых, тогда как для высших сосудистых растений не исключена и межродовая гибридизация (Gaussen, 1966; Круклис, Милютин, 1977; Бобров, 1980), генетическая концепция рода у грибов (Наумов, 1978) допускает скрещивание только между представителями одного рода, причем гибриды даже в этом случае стерильны. Среди высших базидиомицетов вообще скрещиваться способны лишь представители самых близкородственных видов, определенная генетическая изоляция наблюдается у них часто даже между различными популяциями одного вида (Гарибова, Мокеева, 1976; Семерджиева, 1977; Todd, Raygner, 1978, 1980; Coates e. a., 1981).

Разумеется, гибридизация могла быть связана не только с интрогрессией лиственниц, но и с нарушением естественной растительности хозяйственной деятельностью человека. Массовые рубки и частые лесные пожары привели к появлению в Прибайкалье обширных территорий, новых в фитоценотическом отношении (Малышев, 1961), где ранее разобщенные виды теперь произрастают совместно, а их гибридные потомки могут найти для себя соответствующие экологические ниши.

В заключение обратим внимание на некоторые характерные черты процесса формообразования у грибов. Полиморфизм высших сосудистых растений Прибайкалья объясняется в большинстве случаев гибридизацией, значительную роль играют при этом и своеобразные климатические условия региона. Для грибов же — гетеротрофных организмов с хорошо развитыми механизмами репродуктивной изоляции — возможности скрещивания весьма ограничены, а влияние абиотических факторов проявляется большей частью опосредованно, через изменение фитоценотической обстановки. Как мы могли убедиться, повышенный полиморфизм изучаемой группы макромицетов детерминирован не какими-либо экстремальными климатическими условиями «в чистом виде», а прежде всего особенностями строения и развития растительности Прибайкалья и соответствующим полиморфизмом автотрофных растений в этом регионе.

ЛИТЕРАТУРА

Батырова Г. Ш. Шляпочные грибы Копетдага: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Ашхабад, 1977. 24 с. — *Бобров Е. Г.* Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 3, с. 313—327. — *Бобров Е. Г.* Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 8, с. 865—879. — *Бобров Е. Г.* Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 8, с. 1065—1070. — *Васильев В. Н.* Байкало-Саянская область как один из главнейших поздних центров формирования рода *Betula*. — Тр. Инст. леса АН СССР, 1958, т. 37, с. 120—141. — *Васильков Б. П.* О некоторых видах рода *Boletinus*. — Бот. материалы Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 1952, т. 8, с. 113—117. — *Васильков Б. П.* Новые виды сем. *Boletaceae*, найденные в СССР. — Бот. материалы Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 1955а, т. 10, с. 209—213. — *Васильков Б. П.* Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955б. 86 с. — *Васильков Б. П.* Березовик — *Krombholzia scabra* (Fr.) Karst. — в СССР. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1956а, сер. 2, т. 10, с. 367—384. — *Васильков Б. П.* Систематический обзор осиновика *Krombholzia aurantiaca* (Roques) Gilb. и его форм, встречающихся в СССР. — Бот. материалы Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 1956б, т. 11, с. 134—140. — *Васильков Б. П.* Ксилофильные грибы восточноевропейской и западносибирской лесотундры. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 5, с. 660—669. — *Васильков Б. П.* О грибах (макромицетах) Советской Арктики. — Микол. и фитопат., 1967, т. 1, № 1, с. 17—25. — *Васильков Б. П.* Сумчатые грибы (макромицеты) Советской Арктики. — Микол. и фитопат., 1969, т. 3, № 2, с. 114—120. — *Васильков Б. П.* Грибы-макромицеты Таймырского стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 145—150. — *Васильков Б. П.* Шампиньоны — виды рода *Agaricus* — в Советской Арктике. — Нов. сист. низш. раст., 1974, т. 11, с. 169—173. — *Вассер С. П.* Шляпочные грибы белоакациевых лесных массивов Украинской ССР. — Микол. и фитопат., 1975, т. 9, № 2, с. 91—94. — *Гарибова Л. В.*, *Мокеева В. Л.* Использование метода межвидовых скрещиваний для установления филогенетических связей внутри рода (на примере рода *Agaricus*). — Микол. и фитопат., 1976, т. 10, № 1, с. 53—54. — *Головин П. Н.* Закономерности распространения микологической флоры на Памире. — Изв. Тадж. фил. АН СССР, 1944, т. 8, с. 89—102. — *Дылис Н. В.*, *Рещиков М. А.*, *Малышев Л. И.* Растительность. — В кн.: Предбайкалье и Забайкалье. М.: Наука, 1965, с. 225—281. — *Каламеес К. А.* Грибы вулканических районов Камчатки. — Тез. докл. XIV на Тихоокеан. конгрессе. М.: ВИНИТИ, 1979, с. 27—28. — *Круклис М. В.*, *Милютин Л. И.* Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210 с. — *Малышев Л. И.* Растительность южной и средней части западного побережья Байкала. — Изв. СО АН СССР, 1961, т. 1, с. 92—104. — *Малышев Л. И.* Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 368 с. — *Назарова М. М.* К флоре агариковых грибов Магаданской области. — Тр. Биол.-почв. инст. ДВФ АН СССР, нов. сер., 1976, т. 41 (144), с. 115—127. — *Наумов Г. И.* Генетическая концепция рода у грибов. — ДАН СССР, 1978, т. 241, № 4, с. 953—954. — *Нездойминого Э. Л.* Шляпочные грибы северо-восточного побережья Байкала: Дисс. . . канд. биол. наук, Ленинград (БИН), 1970. 270 с. — *Нездойминого Э. Л.* Шляпочные грибы СССР. Род *Cortinarius* Fr. Л.: Наука, 1983. 240 с. — *Пармасто И.*, *Пармасто Э.* Изменчивость спор у *Punctularia strigoso-zonata* (Schw.) Talbot (*Aphyllophorales*). — Микол. и фитопат., 1982, т. 16, № 1, с. 20—22. — *Петров А. Н.* Новые таксоны агариковых грибов из Южного Прибайкалья. — Микол. и фитопат., 1983, т. 17, № 1, с. 42—45. — *Поплавская Г. И.* К вопросу о влиянии озера Байкал на окружающую его растительность. — Изв. АН СССР, 1914, т. 4, № 2, с. 133—142. — *Попов М. Г.* Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 442—462. — *Попов М. Г.* Степная и скальная флоры западного побережья Байкала. — Тр. Байкальск. лимн. станции, 1957, т. 15, с. 408—426. — *Семерджиева М.* Генетический анализ мицелиальных культур гименомицетов. — Микол. и фитопат., 1977, т. 11, № 3, с. 199—206. — *Сукачев В. Н.* Флора и растительность Ушканьих островов. — В кн.: Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. М.: Гос. изд. географ. лит., 1952, с. 171—191. — *Сыроечковский Е. Е.* Животный мир. — В кн.: Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964, с. 277—322. — *Ячевский А. А.* Основы микологии. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933, 1036 с. — *Bendiksen E.* An albino *Tubaria furfuracea.* — Norw. J. Bot., 1980, vol. 27, N 4, p. 203—206. — *Bertault R.* Amanites du Maroc. — Bul. Mycol. Soc. Fr., 1964, t. 80, N 3, p. 364—384. — *Coates D.*, *Raygner A. D. M.*, *Todd N. K.* Mating behaviour, mycelial antagonism and the establishment of individuals in *Stereum hirsutum.* — Trans. Br. Mycol. Soc., 1981, vol. 76 (1), p. 41—51. — *Favre J.* Les champignons superiers de la zone alpine du Parc National Suisse. — Résultats Rech. Sci. Parc Nat. Suisse, 1955, t. 5, N 33, p. 3—212. — *Gaussen H.* Les Gymnospermes, part 2. — Trav. Lab. Forest. de Touluse, 1966, t. 2, sect. 1, N 1, p. 481—674. — *Guzman G.* Monographia del genero *Scleroderma* Pers. emed. Fr. — Darwiniana, 1970, vol. 16, N 1—2, p. 233—407. — *Parrot A.-G.* Amanites du sudouest de la France. Nouveaux complements. — Bul. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz, 1980, t. 13 (1), p. 89—130. — *Perreau J.* Morphologie pollinique et climats. Problemes de «bioclimatologie sporal» chez les champignons (holobasidiomycetes notamment). — Mem. Mus. Nat. Hist. Natur., 1980, ser. B, vol. 27, p. 9—17. — *Todd N. K.*, *Raygner A. D. M.* Genetic structure of a natural population of *Coriolus versicolor* (L. ex Fr.) Quel. — Genet. Res. Camb., 1978, vol. 32, p. 55—65. — *Todd N. K.*, *Raygner A. D. M.* Fungal individualism. — Sci. Prag. Oxf., 1980, vol. 66, p. 331—354. — *Tu C. C.*, *Cheng S.* A new white variety of *Volvariella volvacea* (Bull. ex Fr.) Sing. — Mushroom Sci. 10 Proc. Int. Congr. Sci. and Cultiv. Edible Fungi, part I. Bordeaux, 1978, p. 185—190.

Иркутский государственный университет.

Получено 8 VI 1982.

УДК 581.3 : 582.572.232

Бот. журн., т. 69, № 4

Т. Н. Сатарова

ЭМБРИОЛОГИЯ *SMILACINA RACEMOSA* И *S. STELLATA* (*ASPARAGACEAE*)

T. N. SATAROVA. EMBRYOLOGY OF *SMILACINA RACEMOSA* AND *S. STELLATA* (*ASPARAGACEAE*)

У *Smilacina racemosa* и *S. stellata* стенка пыльника развивается центростремительно. Мейоз в пыльнике проходит по сукцессивному типу. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные. Мейоз в семяпочках сопровождается цитокинезом и завершается образованием тетрад мегаспор. Затем у *S. racemosa* исчезают клеточные перегородки второго, а у *S. stellata* — первого и второго мейотического деления. Зародышевый мешок *S. racemosa* развивается по Allium-типу, *S. stellata* — по Drusa-типу.

В сем. *Asparagaceae* представители рода *Smilacina* в эмбриологическом отношении изучены слабо, а имеющиеся материалы подчас противоречивы. Получение новых фактических данных по эмбриологии этого рода имеет существенное значение как для более полного понимания путей развития эмбриональных структур, так и для решения вопроса о внутриродовых генетических связях. Настоящее сообщение посвящено развитию основных элементов структуры пыльника и семяпочки *Smilacina racemosa* (L.) Desf. и *S. stellata* (L.) Desf.

Имеющиеся в литературе данные по развитию пыльника этих видов отрывочны. Известно, что у *S. stellata* стенка пыльника представлена эпидермой, эндотецием с фиброзными утолщениями, эфемерными средними слоями и секреторным тапетумом. Пыльцевые зерна *S. racemosa* и *S. stellata* 2-клеточные, спермиогенез у *S. racemosa* проходит в пыльцевой трубке (Eunus, 1950; Gorham, 1953).

F. McAllister (1913) и A. Gorham (1953) отмечают, что зародышевый мешок у *S. racemosa* развивается по Allium-типу. R. Berg (1962) считает, что необходимо дальнейшее исследование *S. racemosa* с целью уточнения типа развития его зародышевого мешка. McAllister (1909) описала развитие зародышевого мешка у *S. stellata* как Adoxa-тип. H. Stenar (1935) обнаружил, что развитие зародышевого мешка у этого вида сходно с таковым у *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt и проходит по Drusa-типу, что впоследствии подтвердили A. Eunus (1950) и I. Björnstad (1970). Однако P. Maheshwari (1946) допускает возможность образования этой структуры по Fritillaria-типу.

Материал и методика

Материал по *S. racemosa* и *S. stellata* собирали в саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). Фиксацию проводили смесью FAA. Постоянные препараты изготовляли по классической методике. Толщина срезов составляла 9 и 12 мкм, применяли окраску препаратов сафранином по Картису с одновременной подкраской лихт-грюном и алциановым синим и фуксин-сернистой кислотой по Фёльгену с подкраской гематоксилином Эрлиха и алциановым синим.

Развитие стенки пыльника, микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна

В цветках *S. racemosa* и *S. stellata* по 6 тычинок. Пыльники обоих видов 4-гнездные, перед вскрытием гнезда сливаются попарно. Вскрытие пыльника осуществляется продольными щелями (рис. 1, *11*, *а*, *б*). Развитие стенки пыльника, микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у *S. racemosa* и *S. stellata* проходят идентично.

В премейотический период в субэпидермальном слое лопастей пыльника дифференцируется однослойный археспорий. В результате деления каждой археспориальной клетки образуются первичная париетальная и спорогенная клетки. Первичный париетальный слой в ходе последующего деления отделяет наружный слой, который затем преобразуется в эндотеций, и внутренний, или вторичный, париетальный слой (рис. 1, *1*). При делении вторичного париетального слоя (рис. 1, *2*) образуются средний слой и тапетум, прилежащий к микроспороцитам. Сформированная стенка пыльника представлена на рис. 1, *3*. В дальнейшем отдельные клетки среднего слоя и тапетума претерпевают периклинальные деления, в результате чего эти слои становятся нерегулярно 2-слойными. Единичные периклинальные деления наблюдаются также в эндотеции.

Таким образом, развитие стенки пыльника *S. racemosa* и *S. stellata* проходит центростремительно и соответствует типу Umbelliferae (Батыгина и др., 1963), или типу однодольных (Davis, 1966).

Дальнейшее развитие и строение слоев стенки пыльника можно охарактеризовать следующим образом.

Тапетум исследованных видов является клеточным секреторным, 1—2-слойным. Его клетки с густой цитоплазмой содержат мелкие и крупные вакуоли. К началу мейоза в микроспороцитах клетки тапетума становятся 2-ядерными (рис. 1, *4*). В дальнейшем в них происходят слияния ядер в ходе различных фаз митоза (рис. 1, *7*, *а—д*). Так, мы наблюдали конденсацию хроматина двух ядер тапетальной клетки (рис. 1, *7*, *а*) и слияние таких ядер в ходе профазы (рис. 1, *7*, *б*), метафазы или анафазы. Результатом этих слияний является образование полиплоидных ядер (рис. 1, *7*, *в*). В период мейоза и роста пыльцевых зерен мы также неоднократно наблюдали деления образовавшихся полиплоидных ядер (рис. 1, *7*, *г*, *д*). Клетки тапетума, содержащие более двух ядер, не отмечены. Вероятно, в них слияния чередуются с делениями полиплоидных ядер, что приводит к дальнейшему увеличению плоидности ядер тапетума. Большинство ядерных слияний и наибольшая митотическая активность в клетках тапетума наблюдаются в период мейоза. В дальнейшем интенсивность этих процессов постепенно уменьшается. Указанным изменениям клетки тапетума пыльника подвергаются неодновременно, поэтому в одном и том же пыльцевом гнезде могут присутствовать тапетальные клетки с разным уровнем плоидности их ядер. На поверхности клеток тапетума на стадии распада тетрад появляются орбикулы, участвующие, как полагают, в образовании экзины пыльцевого зерна. В зрелом пыльнике тапетум отсутствует, а пленка с орбикулами сохраняется, примыкая к внутренней поверхности клеток эндотеция (рис. 1, *10*).

Средних слоев один-два. Их клетки сильно уплощаются и вакуолизируются вскоре после образования. К началу стадии 2-клеточной пыльцы средние слои разрушаются.

Эндотеций 1-слойный, лишь в единичных клетках наблюдаются периклинальные деления. Его клетки рано вакуолизируются. В зрелом пыльнике обоих видов ядра клеток эндотеция находятся в дегенерирующем состоянии, цитоплазма занимает пристенное положение. В клетках эндотеция (рис. 1, *10*), а также в отдельных клетках связника образуются фиброзные утолщения.

Первые признаки кутинизации эпидермы наблюдаются у *S. racemosa* на стадии тетрад, у *S. stellata* — несколько позже. В зрелом пыльнике эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы, ее клетки уплощены и сильно вакуолизированы.

Клетки спорогенного слоя, отделившегося в ходе первого деления клеток археспория, обладают высокой митотической активностью, так что к началу мейоза микроспороциты образуют 3—4 слоя. Их клетки заполнены густой цитоплазмой, имеют крупные ядра с 1—2 ядрышками и плотно примыкают друг к другу (рис. 1, *3*). В начале профазы I мейоза начинается отложение каллозы на оболочках микроспороцитов в виде гребней (рис. 1, *4*). В период поздней профазы и метафазы I мейоза каллоза откладывается вдоль всей поверхности микроспороцитов, что постепенно приводит к их разобщению.

Мейоз проходит без отклонений, по сукцессивному типу (рис. 1, *5*, *а—з*). Тетрады микроспор изобилатеральные или тетраэдральные (рис. 1, *6*, *а*, *б*). Каждую микроспору в сформированной тетраде и тетраду в целом окружает каллозная оболочка. При распадении тетрад на одиночные микроспоры происходит постепенное ее исчезновение, причем быстрее разрушается каллоза, окружающая тетраду по периферии. После распада тетрад пыльцевое зерно растет, приобретает овальную форму, в нем формируется большая вакуоль, ядро оттесняется к оболочке клетки (рис. 1, *8*).

В результате первого митотического деления образуются вегетативная клетка и небольшая генеративная клетка, занимающая пристенное положение (рис. 1, *9*, *а—д*). Крупная вакуоль в пыльцевом зерне постепенно исчезает. Генеративная клетка перемещается в глубь вегетативной и приобретает удлиненную форму. Хроматин в ее ядре конденсируется, исчезает ядрышко. Ядро вегетативной клетки, напротив, слабо окрашивается, длительное время имеет 1—2 ядрышка.

Зрелые пыльцевые зерна *S. racemosa* и *S. stellata* округлые, одиночные, 2-клеточные, имеют экзину и интину. В зрелом пыльцевом зерне генеративная клетка удлиненной формы, лежит рядом с ядром вегетативной клетки (рис. 1, *10*).

Развитие семяпочки, мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка

Гинецей *S. racemosa* и *S. stellata* синкарпный, завязь 3-гнездная, с двумя семяпочками в каждом гнезде.

Семяпочка обоих видов к стадии зрелого зародышевого мешка становится анатропной, с углом поворота 160° (см. рис. 3, *14*), имеет два интегумента. На стадии зрелого зародышевого мешка внутренний интегумент у основания 2-слойный, в области микропиле — 3—4-слойный, толщина наружного интегумента уменьшается по направлению от основания к вершине от 4—5 до 2—4 слоев. Микропиле образовано только внутренним интегументом. Семяпочки крассинуцеллятные. У обоих видов образуется 2-слойный нуцеллярный колпачок. У *S. racemosa* он начинает формироваться на стадии тетрады мегаспор, а у *S. stellata* — значительно позже, на стадии 16-ядерного зародышевого мешка. У обоих видов присутствуют гипостаза и фуникулярный обтуратор.

У *S. racemosa* в субэпидермальном слое нуцеллуса закладывается обычно одна археспориальная клетка. В результате ее деления образуются париетальная и спорогенная клетки. Первое деление в париетальной клетке периклинальное. В дальнейшем в париетальных клетках наблюдаются только антикли-

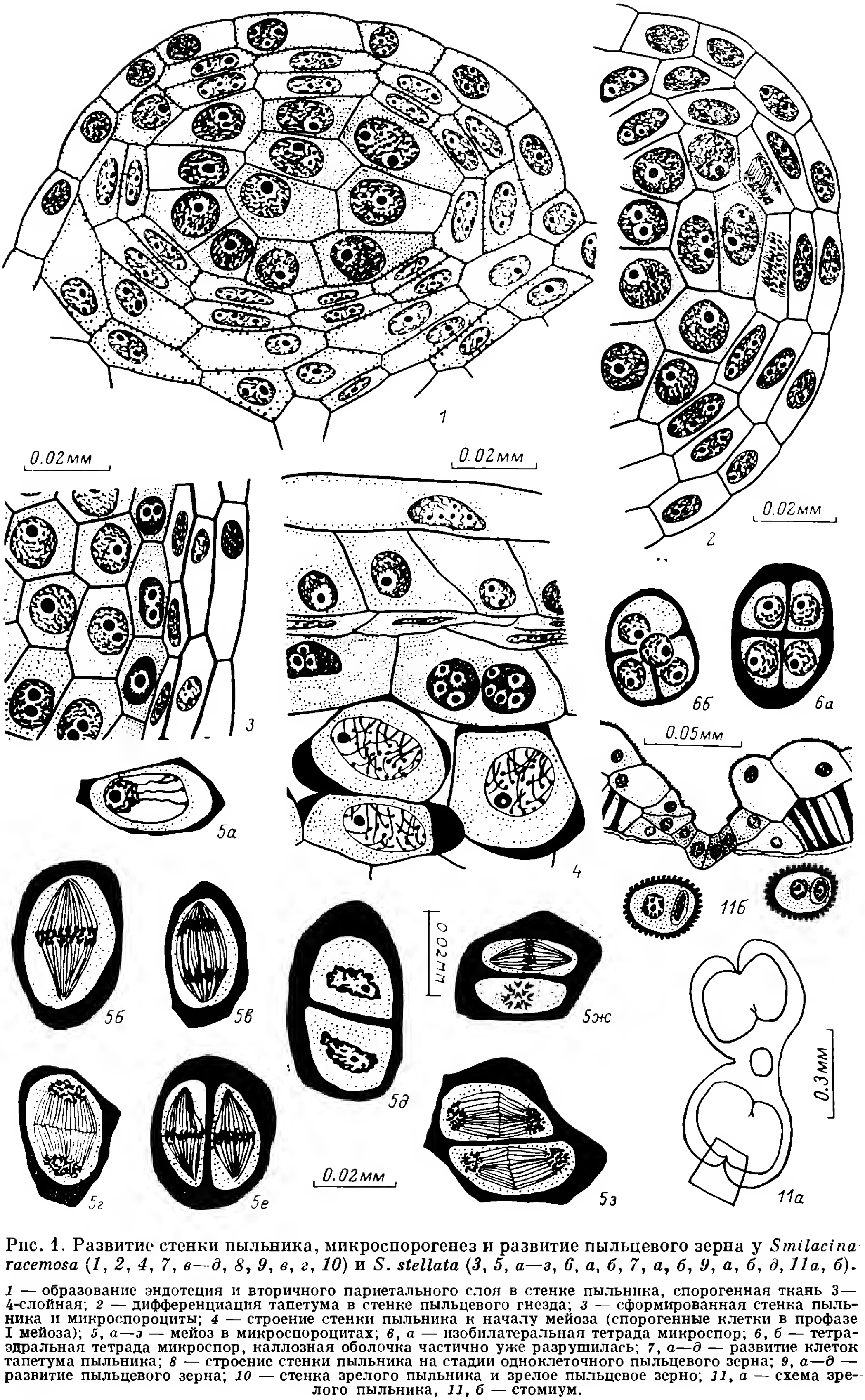


Рис. 1. Развитие стенки пыльника, микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у *Smilacina racemosa* (*1*, *2*, *4*, *7*, *в—д*, *8*, *9*, *в*, *г*, *10*) и *S. stellata* (*3*, *5*, *а—з*, *6*, *а*, *б*, *7*, *а*, *б*, *9*, *а*, *б*, *д*, *11а*, *б*).

1 — образование эндотеция и вторичного париетального слоя в стенке пыльника, спорогенная ткань 3—4-слойная; *2* — дифференциация тапетума в стенке пыльцевого гнезда; *3* — сформированная стенка пыльника и микроспороциты; *4* — строение стенки пыльника к началу мейоза (спорогенные клетки в профазе I мейоза); *5*, *а—з* — мейоз в микроспороцитах; *6*, *а* — изобилатеральная тетрада микроспор; *6*, *б* — тетраэдральная тетрада микроспор, каллозная оболочка частично уже разрушилась; *7*, *а—д* — развитие клеток тапетума пыльника; *8* — строение стенки пыльника на стадии одноклеточного пыльцевого зерна; *9*, *а—д* — развитие пыльцевого зерна; *10* — стенка зрелого пыльника и зрелое пыльцевое зерно; *11*, *а* — схема зрелого пыльника, *11*, *б* — стомиум.

нальные деления. Таким образом, к концу профазы I мейоза у *S. racemosa* формируется 2-слойная париетальная ткань (рис. 2, *1*). Дальнейшее разрастание ее не происходит. Большинство клеток париетальной ткани позднее дегенерирует, и лишь отдельные клетки сохраняются вплоть до стадии зрелого зародышевого мешка. Спорогенная клетка растет, приобретает вытянутую в продольном направлении форму и вступает в мейоз, сопровождающийся цитокинезом (рис. 2, *1*, *2*). В результате мейоза образуются линейные (рис. 2, *3*) и обращенно Т-образные тетрады мегаспор.

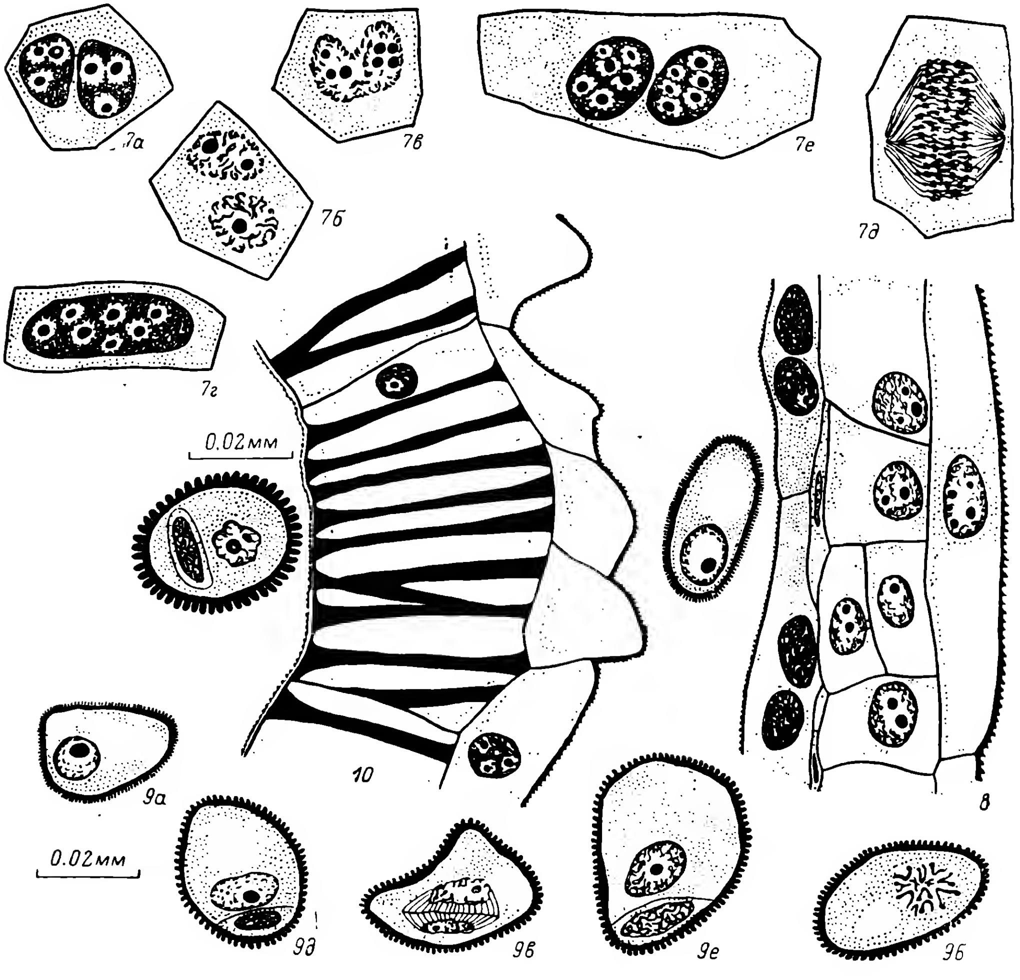


Рис. 1 (*продолжение*).

Следующим этапом развития мегаспор является исчезновение перегородок, образовавшихся в результате второго мейотического деления в тетраде (рис. 2, *4*), что легко наблюдать при окраске препаратов алциановым синим, хорошо окрашивающим клеточные оболочки. В результате их исчезновения образуются два 2-ядерных ценоцита (микропилярный и халазальный). Халазальный 2-ядерный ценоцит депрессирован и постепенно дегенерирует; микропилярный 2-ядерный ценоцит увеличивается в размерах, вакуолизируется и может рассматриваться как 2-ядерный зародышевый мешок (рис. 2, *5*). Первое митотическое деление в нем проходит у полюсов клетки, в результате чего образуется 4-ядерный зародышевый мешок с поляризацией ядер 2+2, разделенных крупной вакуолью (рис. 2, *6*). Второе митотическое деление приводит к образованию 8-ядерного зародышевого мешка. В нем дифференцируются 3-клеточный яйцевой аппарат, центральная клетка с двумя полярными ядрами и три клетки-антиподы.

Таким образом, зародышевый мешок *S. racemosa* биспорический, развивается из микропилярной диады мегаспор после исчезновения в ней перегородки,

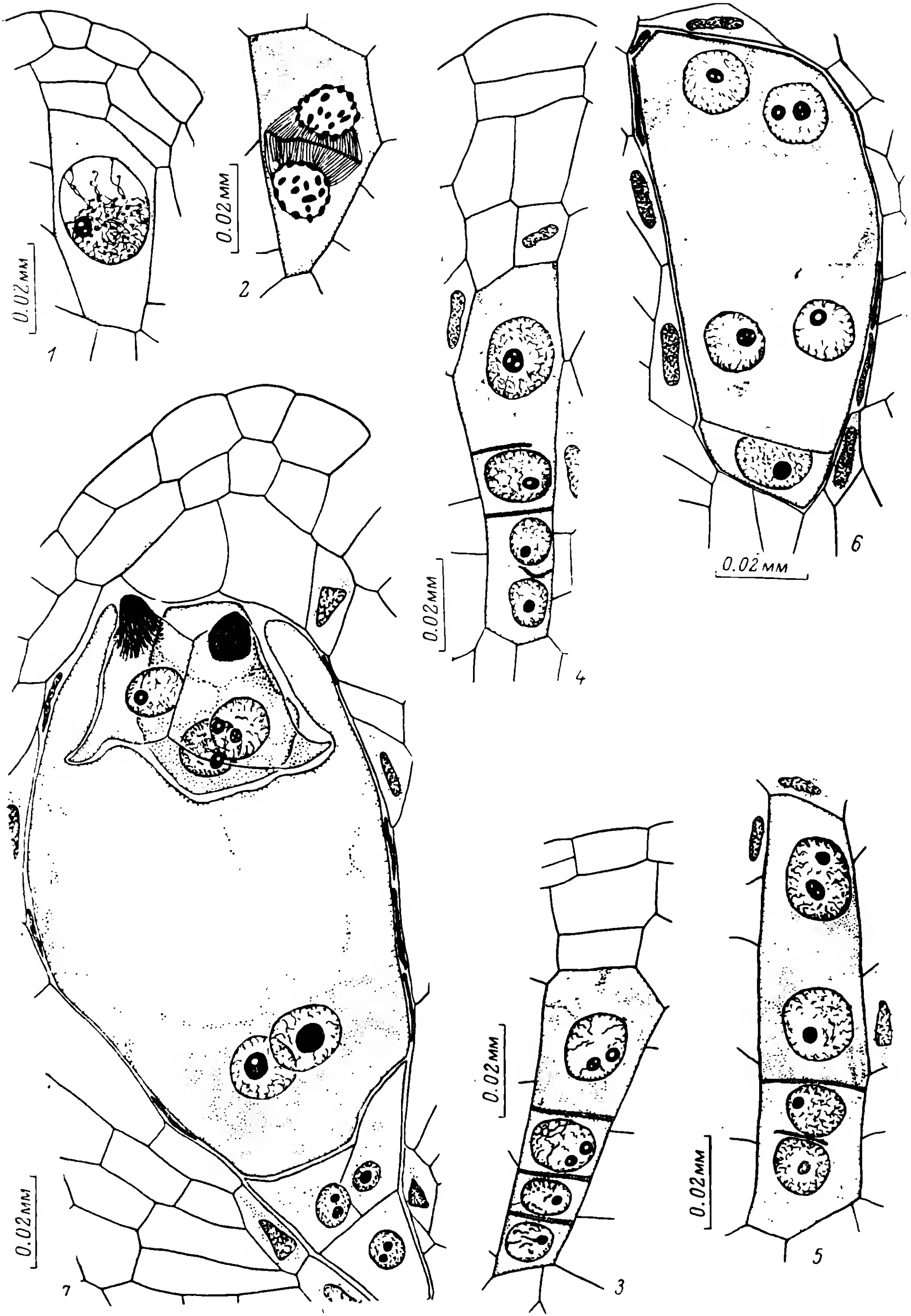


Рис. 2. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Smilacina racemosa*.

1 — профаза I мейоза в спорогенной клетке, париетальная ткань 2-слойная; *2* — телофаза I мейоза; *3* — тетрада мегаспор; *4* — исчезновение клеточных перегородок второго мейотического деления; *5* — 2-ядерный зародышевый мешок (видны остатки халазального 2-ядерного ценоцита); *6* — 4-ядерный зародышевый мешок; *7* — зрелый 8-ядерный зародышевый мешок.

двухмитозный, с поляризацией 1+1 перед первым митозом. Сформированный зародышевый мешок организован обычным образом. Следовательно, развитие зародышевого мешка *S. racemosa* соответствует Endymion-типу, по классификации B. Johri (1963), или Allium-типу, по классификации И. Д. Романова (1971).

В зрелом зародышевом мешке (рис. 2, *7*) синергиды с крючковидными выростами и нитчатым аппаратом не содержат крупных вакуолей, их ядра с 1, иногда с 2 ядрышками. Яйцеклетка имеет ядро в апикальной части клетки и крупную вакуоль в базальной. Центральная клетка богата цитоплазмой. Полярные ядра с 1, иногда с 2 ядрышками, приходят в контакт либо в центре центральной клетки, либо ближе к ее халазальному концу. Антиподы некрупные, постепенно дегенерируют. Иногда, однако, на более поздних стадиях в халазальном конце зародышевого мешка отмечались 5—7 жизнеспособных клеток, возникших, вероятно, вследствие деления антипод.

У *S. stellata* после выделения бугорка семяпочки в субэпидермальном слое нуцеллуса закладывается обычно одна археспориальная клетка, в результате деления которой формируются париетальная и спорогенная клетки. К концу редукционного деления париетальная ткань становится, как правило, 2—3-слойной. Последующее ее разрастание не происходит, и она постепенно разрушается растущим зародышевым мешком. Спорогенная клетка приобретает округлую или удлиненную форму и вступает в мейоз, сопровождающийся цитокинезом (рис. 3, *1*, *3*, *4*). Клеточная перегородка первого деления мейоза закладывается поперечно или наклонно. Направление заложения клеточных перегородок во втором делении мейоза различно, что приводит к образованию тетрад мегаспор различных типов. Так, в семяпочках *S. stellata* встречаются изобилатеральные (рис. 3, *5*), тетраэдральные (рис. 3, *6*), линейные, обращенно Т-образные тетрады мегаспор. Мы наблюдали случай заложения двух спорогенных клеток в одной семяпочке *S. stellata* и синхронное вступление их в мейоз (рис. 3, *2*). Был отмечен также случай образования двух тетрад мегаспор в одной семяпочке, разделенных клетками ткани нуцеллуса.

Клеточные перегородки еще при наличии веретена в телофазах I и II мейоза и позднее, в уже сформированных тетрадах, отчетливо окрашиваются алциановым синим в синий цвет. Позднее в тетраде начинается процесс разрушения клеточных перегородок между четырьмя мегаспорами (рис. 3, *7—9*). Этот процесс и слияние цитоплазмы четырех клеток приводят к образованию 4-ядерного ценоцита (рис. 3, *10*).

4-ядерный ценоцит *S. stellata* непосредственно становится 4-ядерным зародышевым мешком, который в дальнейшем претерпевает два митотических деления. При переходе к первому митозу между ядрами образуются небольшие вакуоли. В это же время 3 ядра зародышевого мешка постепенно мигрируют к его халазальному концу. Затем вакуоли сливаются в одну большую вакуоль, а 3 ядра сосредоточиваются у халазального полюса, и уже в анафазе первого митоза видны микропилярная и халазальная группы делящихся ядер, разделенные крупной вакуолью. Таким образом, в результате первого митотического деления образуется 8-ядерный зародышевый мешок с распределением ядер 2+6 (рис. 3, *11*). Второе митотическое деление приводит к образованию 16-ядерного зародышевого мешка. В нем 4 ядра лежат у микропилярного конца и 12 — у халазального. Иногда наряду с микропилярной группой из 4 ядер мы наблюдали халазальную группу ядер числом, меньшим 12 (так как, вероятно, вследствие некоторой депрессии не все 6 халазальных ядер 8-ядерного зародышевого мешка делятся).

Таким образом, зародышевый мешок *S. stellata* является тетраспорическим, двухмитозным, с поляризацией 1+3 перед первым митозом. В сформированном зародышевом мешке присутствуют 3-клеточный яйцевой аппарат, центральная клетка с двумя полярными ядрами и 11 антипод (рис. 3, *12*). Следовательно, развитие зародышевого мешка *S. stellata*, согласно классификации Романова (1971), соответствует Drusa-типу.

В ходе созревания сформированного зародышевого мешка у данного вида в синергидах формируются крючковидные выросты и нитчатый аппарат, в базальной части яйцеклетки образуется крупная вакуоль, ее ядро располагается в апикальной части клетки. Полярные ядра центральной клетки приходят в кон-

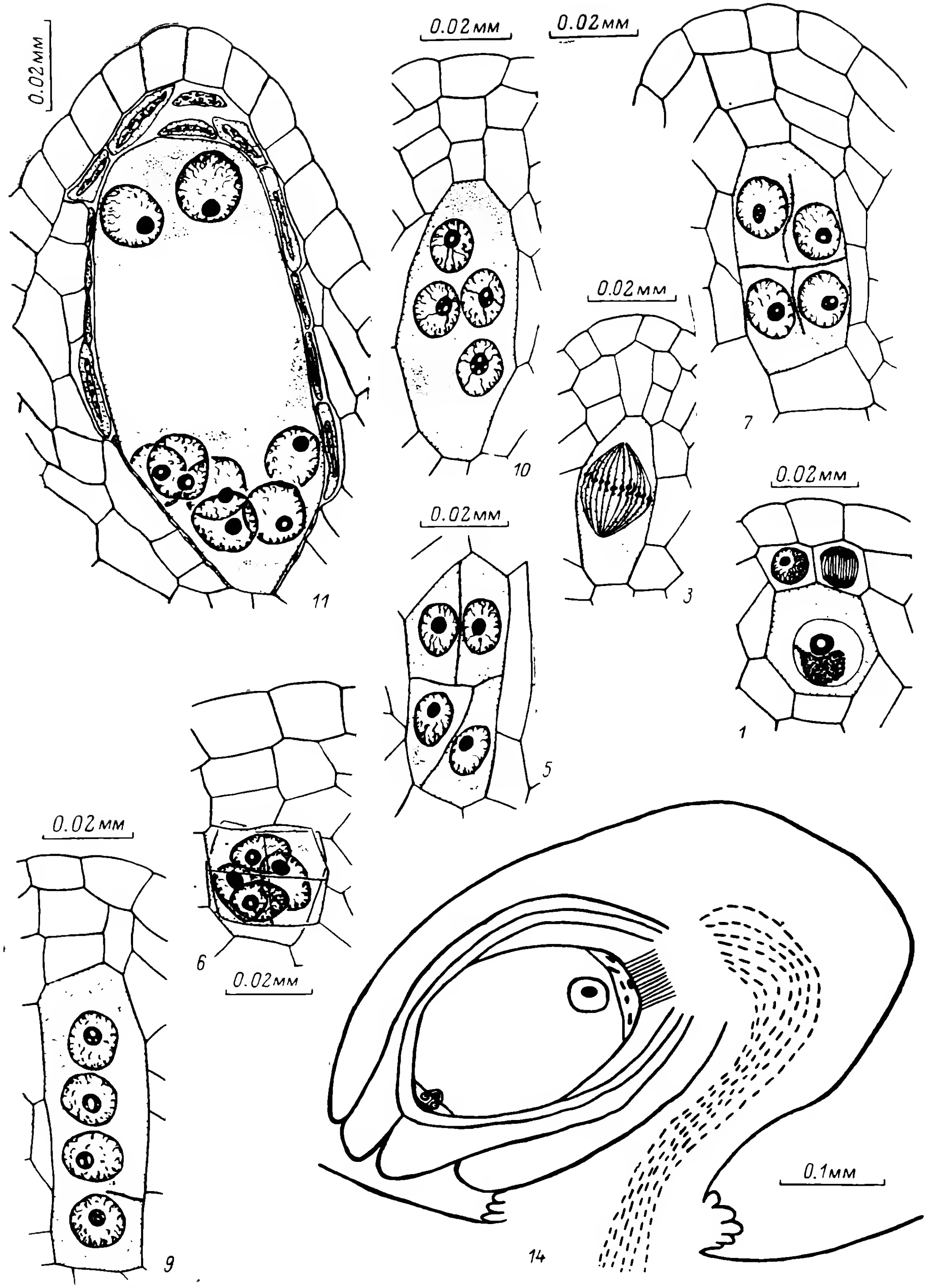


Рис. 3. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Smilacina stellata*.

1 — профаза I мейоза в спорогенной клетке, образование 2-слойной париетальной ткани; *2* — профаза I мейоза в двух спорогенных клетках; *3* — метафаза I мейоза в спорогенной клетке; *4* — телофаза II мейоза в спорогенной клетке; *5* — изобилатеральная тетрада мегаспор; *6* — тетраэдральная тетрада мегаспор; *7* — исчезновение клеточных перегородок в изобилатеральной тетраде мегаспор; *8*, *9* — исчезновение клеточных перегородок в линейной тетраде мегаспор; *10* — 4-ядерный зародышевый мешок; *11* — 8-ядерный зародышевый мешок с поляризацией ядер 2+6; *12* — сформированный 16-ядерный зародышевый мешок; *13*, *а* — зрелый зародышевый мешок, *13*, *б* — синергиды; *14* — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка.

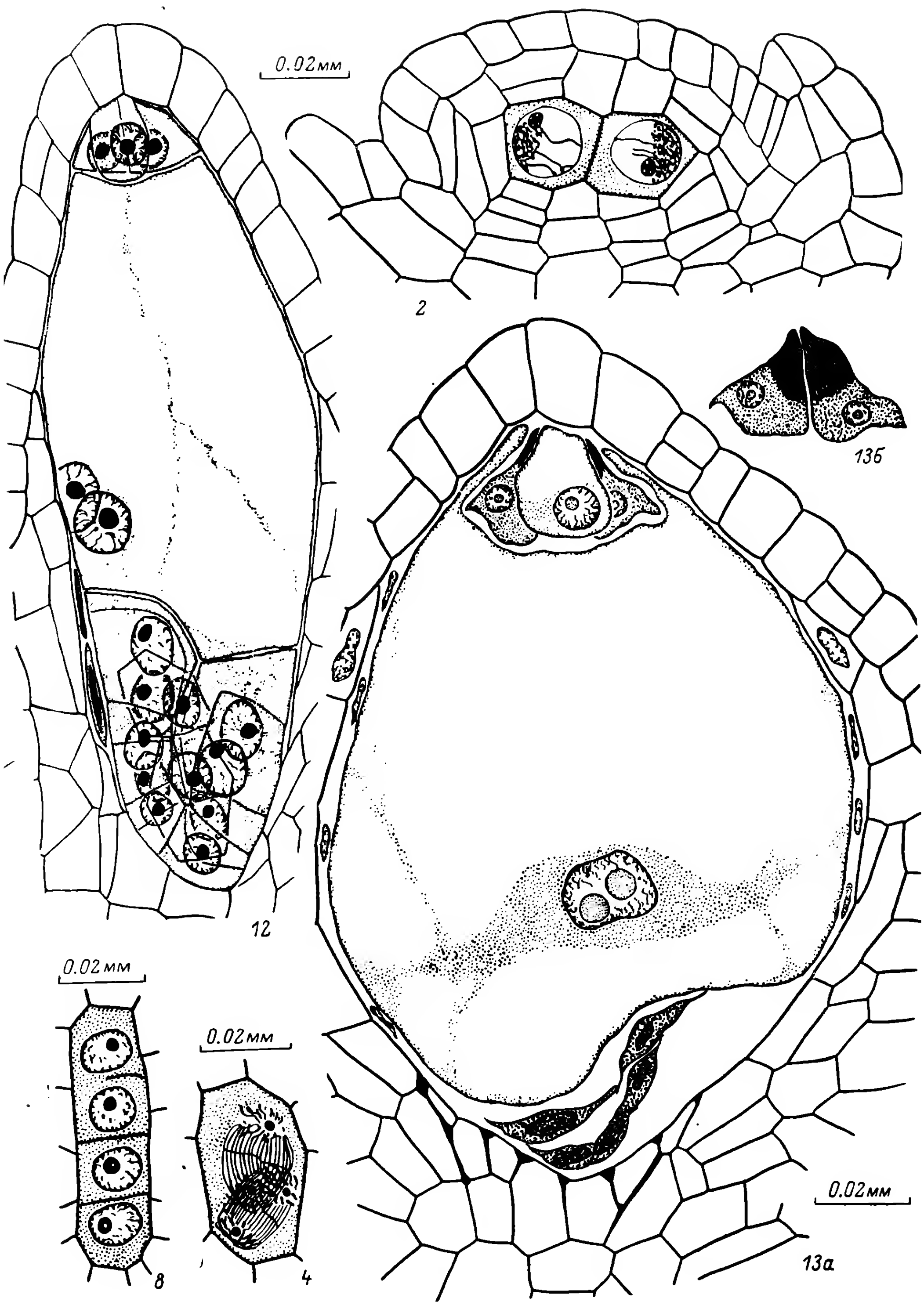


Рис. 3 *(продолжение).*

такт вблизи антипод, где впоследствии сливаются. Антиподы очень небольшое время остаются жизнедеятельными клетками. Позднее они начинают дегенерировать. Зрелый зародышевый мешок *S. stellata* округлой формы с небольшим сужением в халазальном конце (рис. 3, *13*, *а*, *б*).

Обсуждение результатов

Проведенное исследование позволило установить черты сходства и различия в эмбриональном развитии *S. racemosa* и *S. stellata*. Развитие и строение стенки пыльника, микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна идентичны у исследованных видов, тогда как развитие зародышевого мешка проходит различно.

Тип развития стенки пыльника этих видов в литературе не описан. Мы определяем его как тип Umbelliferae (Батыгина и др., 1963), или тип однодольных (Davis, 1966). Полученные нами данные по строению стенки пыльника, микроспорогенезу и развитию пыльцевого зерна согласуются с имеющимися в литературе (Eunus, 1950; Gorham, 1953). Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, 1—2 средних слоев и тапетума. Тапетум клеточный секреторный, к началу мейоза в микроспороцитах 2-ядерный, в дальнейшем слияния двух ядер в ходе различных фаз митоза периодически чередуются с митотическими делениями образовавшихся полиплоидных ядер, что приводит к резкому увеличению их плоидности. Стенка зрелого пыльника представлена кутинизированной эпидермой и эндотецием с фиброзными утолщениями, к которому примыкает пленка с орбикулами. Тетрады микроспор изобилатеральные или тетраэдральные, формируются по сукцессивному типу. Зрелые пыльцевые зерна обоих видов округлые, одиночные, 2-клеточные. Генеративная клетка удлиненной формы, лежит рядом с ядром вегетативной.

По нашим данным, а также по данным McAllister, Stenar, Gorham и Björnstad, изучавших развитие зародышевого мешка у *S. racemosa* и *S. stellata*, мейоз в мегаспороцитах обоих видов сопровождается цитокинезом и завершается образованием тетрад мегаспор. В дальнейшем происходит исчезновение клеточных перегородок второго мейотического деления у *S. racemosa*, приводящее к образованию двух 2-ядерных ценоцитов, из которых один, халазальный, дегенерирует, а другой, микропилярный, дает 2-ядерный зародышевый мешок. Исчезновение клеточных перегородок, заложившихся во втором и первом делениях мейоза, у *S. stellata* приводит к образованию 4-ядерного ценоцита, или 4-ядерного зародышевого мешка. Исчезновение клеточных перегородок в тетрадах мегаспор у *S. racemosa* и *S. stellata* отмечали McAllister (1909, 1913) и Stenar (1935). Подобное явление описано также у представителей рода *Peperomia* и у *Leontodon hispidus* (Романов, 1971).

В ходе исследования было установлено, что зародышевый мешок *S. racemosa* является биспорическим, двухмитозным, с поляризацией 1+1 перед первым митозом и дальнейшим развитием по схеме 1+1—2+2—4+4. Организация сформированного зародышевого мешка такая же, как при нормальном типе. По классификации Романова (1971), такое развитие соответствует Allium-типу. Являясь биспорическим, зародышевый мешок *S. racemosa* развивается из микропилярного ценоцита, поэтому его можно отнести к Endymion-типу, по классификации Johri (1963). Наши данные о типе развития зародышевого мешка этого вида согласуются с данными McAllister (1913) и Gorham (1953) и расходятся с мнением Berg (1962) о возможности Drusa-типа развития зародышевого мешка у этого вида.

Описывая структуру зрелого зародышевого мешка *S. racemosa* McAllister отмечает, что типичный яйцевой аппарат здесь формируется редко и часть или все микропилярные ядра 8-ядерного зародышевого мешка рано дегенерируют. Gorham в отличие от McAllister дает описание яйцевого аппарата *S. racemosa*, указывая, что яйцеклетка варьирует по форме, имеет ядро в апикальной и вакуоль в базальной частях клетки, синергиды треугольные, иногда с хорошо выраженным нитчатым аппаратом. Она считает, что признаки дегенерации яйцевого аппарата также имели место, однако уже в зрелом зародышевом мешке.

В исследованном нами материале большинство зрелых зародышевых мешков имело нормальный 3-клеточный яйцевой аппарат, в котором дифференцировались 2 синергиды с нитчатым аппаратом и яйцеклетка нормальной организации. Отмечено небольшое число зародышевых мешков с нарушениями дифференциации элементов яйцевого аппарата. В некоторых случаях мы наблюдали дегенерацию всего яйцевого аппарата в зародышевых мешках с нормальными полярными ядрами.

В отличие от McAllister, описавшей для *S. stellata* Adoxa-тип, и Maheshwari, допускавшего возможность Fritillaria-типа развития зародышевого мешка у этого вида, мы установили, что зародышевый мешок *S. stellata* является тетраспорическим, двухмитозным, с поляризацией 1+3 перед первым митозом и дальнейшим развитием по схеме 1+3—2+6—4+12. Сформированный зародышевый мешок *S. stellata* имеет 3-клеточный яйцевой аппарат, центральную клетку с 2 полярными ядрами и 11 антипод. Такое развитие соответствует Drusa-типу, по классификации Романова (1971). Наши данные о типе развития зародышевого мешка этого вида согласуются с данными Stenar (1935), Eunus (1950) и Björnstad (1970), также описавших у *S. stellata* Drusa-тип (Stenar называет тип развития зародышевого мешка *S. stellata* модифицированным Peperomia-типом, однако его описание соответствует Drusa-типу по принятой в настоящее время классификации типов развития зародышевого мешка).

Касаясь структуры зрелого зародышевого мешка *S. stellata*, McAllister отмечает, что яйцевой аппарат дифференцируется непосредственно перед опылением, а полярные ядра приходят в контакт задолго до его дифференциации. Eunus сообщает, что полярные ядра у этого вида встречаются в центре зародышевого мешка и сливаются после дифференциации яйцевого аппарата. Мы наблюдали дифференциацию яйцевого аппарата вскоре после клеткообразования в зародышевом мешке. Полярные ядра приходят в контакт вблизи антипод в зародышевых мешках с дифференцированным яйцевым аппаратом, впоследствии сливаясь. О наличии нитчатого аппарата синергид McAllister ничего не сообщает, а Eunus указывает, что синергиды *S. stellata* иногда имеют нитчатый аппарат. В исследованном нами материале зрелые зародышевые мешки имели синергиды с нитчатым аппаратом.

Автор выражает благодарность М. С. Яковлеву и Т. Н. Наумовой за помощь при написании данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 8, с. 1108—1120. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971, с. 72—113. — *Berg R.* Contribution to the comparative embryology of the *Liliaceae*: *Scoliopus*, *Trillium*, *Paris* and *Medeola*. — Skrifter utgitt av det Norske Vid.-Akad. Oslo, N. S., 1962, N 4, p. 1—64. — *Björnstad I.* Comparative embryology of *Asparagoideae — Polygonaceae*, *Liliaceae*. — Nytt Mag. Bot., 1970, vol. 17, N 3—4, p. 169—207. — *Davis G.* Systematic embryology of the Angiosperms. New York; London; Sidney: John Wiley & Sons, Inc., 1966. 528 p. — *Eunus A.* Contributions to the embryology of the *Liliaceae*. IV. Gametophytes o *Smilacina stellata*. — New Phytol., 1950, vol. 49, N 2, p. 269—273. — *Gorham A.* The question of fertilization in *Smilacina racemosa* (L.) Desf. — Phytomorphology, 1953, vol. 3, N 1, p. 44—50. — *Johri B.* Female gametophyte. In: Maheshwari P. (ed.). Recent advances in the embryology of Angiosperms. India: Rachi, 1963. 468 p. — *Maheshwari P.* The Adoxa type of embryo sac: a critical review. — Lloydia, 1946, vol. 9, N 2, p. 73—113. — *McAllister F.* The development of the embryo sac of *Smilacina stellata*. — Bot. Gaz., 1909, vol. 48, p. 200—215. — *McAllister F.* On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*. — Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts, and Lett., 1913, vol. 17, part 1, N 5, p. 599—660. — *Stenar H.* Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Majanthemum bifolium* und *Smilacina stellata*. — Arkiv für Botanik, 1935, Bd 26A, N 08, S. 1—20.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VII 1983.

УДК 581.4 : 591.471.1 : 582.26

Н. И. Караева, Н. Р. Магеррамова, С. Г. Рзаева

МОРФОЛОГИЯ ПАНЦИРЯ ДИАТОМЕЙ РОДА *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*) ПО ДАННЫМ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

N. I. KARAYEVA, N. R. MAGERRAMOVA, S. G. RHZAEVA. MORPHOLOGY OF THE DIATOM FRUSTULE OF THE GENUS *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*) BASED ON THE DATA OF ELECTRON MICROSCOPY

Обсуждены новые оригинальные и литературные данные о морфологии панциря ряда видов рода *Amphora*, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа. Особое внимание уделено строению осевой складки как элемента шовной системы. Отмечены спорные и пока не разрешенные проблемы, связанные с морфологией этого рода.

Род *Amphora* Ehr. относится к числу наиболее трудноопределяемых, что связано со сложностью строения панциря его представителей. H. и M. Peragallo (1897—1908) назвали его кошмаром диатомистов. Можно считать, что определение это сохранило свою силу до сих пор. До электронно-микроскопических исследований все попытки дать полную характеристику рода *Amphora* и четко выделить признаки, позволяющие успешно дифференцировать его от рода *Cymbella* Ag. (что в определенных случаях довольно сложно), были малоуспешны. Даже F. Hustedt (1930) не смог предложить всеобъемлющий критерий рода, так как сильно изогнутая первальварная ось, специфичная, по его мнению, только для рода *Amphora*, на самом деле наблюдается не у всех его видов. Как позднее показал K. Krammer (1980) на примере *A. thumensis* (Mayer) A. Cl., но уже с помощью сканирующего электронного микроскопа, ориентировка на эту особенность, предусматривающую широкий загиб спинной стороны, действительно не разрешила проблемы в случае мелких видов обоих родов.

В данном сообщении обобщены литературные сведения, а также результаты собственных исследований, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), расширившие представление о морфологии панциря видов рода *Amphora*.

Прежде всего необходимо обсудить изменения в терминологии, предложенные R. Patrick и C. Reimer (1975), которые исследовали пресноводных представителей рода на светооптическом уровне, так как ныне эта терминология используется некоторыми диатомистами. При описании створки видов рода *Amphora* авторы отказались от терминов «спинная» и «брюшная» стороны как более соответствующих морфологии панциря видов рода *Cymbella*, предложив у представителей рода *Amphora* различать «шовную сторону» створки и противоположную ей «residuum side» (дословно — остаточная сторона).[1]

Шовная сторона определена авторами как «сторона створки с видимым швом». Таким образом, сюда относится часть створки по обе стороны от шва, включая то, что по старой терминологии именовалось «брюшной стороной» и частично, до загиба спинной стороны, — «спинной». По нашему мнению, эта часть створки не нуждается в специальном определении, так как она совпадает с тем, что по последней терминологии именовалось «поверхностью створки» (Ross e. a., 1979), или «собственно створкой». Недостаток термина «шовная сторона» в том, что практически он объединяет то, что следовало бы разделять терминологически, поскольку брюшная сторона у видов *Amphora* может отличаться по структуре от другой ее части, а именно — от участка створки, лежащего по другую сторону от шва. В качестве примера можно привести группу видов из секции *Halamphora* Cl., на спинной стороне которых штрихи состоят из сдвоенных ареол, тогда как на брюшной — ареолы располагаются в одинарных рядах (рис. 1, *1*, *2* — см. вклейку) (отметим при этом, что велум имеет одинаковое строение на той и другой сторонах). Именно этот недостаток, по-видимому, не позволил Patrick и Reimer (1975) самим пользоваться собственной терминологией — в описаниях видов они иногда все же применяют старые, отвергнутые ими термины «спинная» и «брюшная» стороны (с. 70, 77 и др.). По этой же причине Krammer (1980) пришлось для описаний пользоваться неудачными выражениями — «спинная шовная сторона» и «брюшная шовная сторона». «Ресидуум» определяется Patrick и Reimer как «противоположная (шовной, — *Н. К.*) сторона с видимыми только остатками штрихов» (с. 65), т. е. это по существу загиб спинной стороны. Известно, что четко определить границу загиба и собственно створки у представителей рода *Amphora* нетрудно, когда по этой границе проходит продольная гиалиновая линия, которую обычно легко видеть в СЭМ (рис. 1, *3*, *4*), но трудно различить в световом микроскопе, особенно у многих мелких и тонкостенных видов. Как было уточнено с помощью СЭМ, этот элемент представляет собой пограничное продольное ребро, более или менее грубое, проходящее по внутренней или наружной поверхности створки. Обычно структура поверхности створки и загиба ее спинной стороны идентичны. Однако мы наблюдали интересный и, возможно, очень редкий случай, ранее не описанный, когда загиб спинной стороны, отделенный ребром, резко отличался по структуре, как это показано для *A. hyalina* Kütz., структура поверхности створки которой состоит из ребер, чередующихся с мелкими ареолами в сдвоенных рядах, тогда как структура загиба, отделенного у этого вида продольным ребром, — из более частых ребер, чередующихся с рядами ареол в одинарных рядах (рис. 1, *5*). Пока неизвестно, насколько это явление распространено у представителей рода *Amphora*. Krammer (1980) наблюдал продольное ребро у всех исследованных им пресноводных видов подрода *Amphora* и считает его обязательным элементом, разграничивающим ресидуум от шовной стороны.

---

[1] Мы предлагаем в русских текстах использовать в качестве эквивалента этого понятия слово «ресидуум» (остаток — *лат.*) без повторения слова «сторона» — для краткости.

Остается открытым вопрос, всегда ли продольное ребро (при наличии его) обозначает границу шовной стороны и ресидуума, так как существуют виды, у которых это ребро расположено слишком близко к шву и по обе стороны от ребра отсутствует сколько-нибудь заметный изгиб створки. F. Schoeman и R. Archibald (1978) считают, что между шовной стороной и ресидуумом может и не быть четкой границы, и показали это на изображениях *A. normanii* Rabh. Не наблюдалось, по нашим данным, пограничное продольное ребро у *A. delicatissima* Krasske, *A. coffeaeformis* (Ag.) Kütz. (рис. 1, *6*, *7*) и других видов.

Одним из первых результатов исследования панциря представителей рода *Amphora* с помощью СЭМ было обнаружение образования, которое предложено называть «осевой складкой» (Караева, 1975). Этот элемент привлек внимание широкого круга диатомистов, обозначавших его по-разному: flap (Schoeman, Archibald, 1978), external submarginal rib (Ehrlich, 1978), ledge (Krammer, 1980), lip-like process (Daniel e. a., 1980), и т. д. Обобщая наши наблюдения и цитировавшиеся выше литературные данные, отметим следующее. Складка — это, по-видимому, общий почти для всех исследованных видов рода элемент (нами он встречен у представителей секций *Amphora*, *Halamphora*, *Oxyamphora* Cl., *Diplamphora* Cl.), отсутствующий у представителей других родов. Это кремнеземный лоскут, который отходит непосредственно от щели шва, обычно расположен на спинной стороне, вытянут в продольном направлении и накладывается на поверхность створки, прикрывая один, реже два продольных ряда ареол (рис. 1, *6*, *7*). Лоскут обычно бесструктурен и иногда настолько тонок, что прикрываемые им ареолы могут быть различимы через него даже в СЭМ. Концы шва, которые обычно изогнуты к ресидууму, иногда загибаются и за концы складки. Последняя может быть прервана у центрального узелка, как это видно на фотографии *A. coffeaeformis* в работе Z. Begin с соавторами (1974). Это же показано Krammer (1980) для *A. libyca* Ehr. В некоторых случаях складка варьирует по ширине на протяжении своей длины. Когда складка на концах имеет значительную ширину, то при наличии клювовидных или головчатых узких концов створки в проходящем свете она видна здесь в виде гиалиновых «наростов» («лимб», по терминологии старых диатомистов), как это, например, мы обнаружили ранее для *A. angularis* var. *caspica* Kar. (Караева, Гаджиева, 1975) (см. также *A. caroliniana* Giffen — рис. 1, *8*, *9*). Если складка не выдается за концы, то в проходящем свете ее также иногда можно обнаружить по проекции свободного края, имеющего вид прямой или волнистой полосы (более или менее четкой), которая пересекает на спинной стороне ближние к шву концы поперечных штрихов (рис. 1, *1*, *10*). Встречаются виды (пока затруднительно указать, насколько они многочисленны), у которых осевая складка развита и на брюшной стороне. Мы, в частности, это наблюдали у *A. ovalis* var. *affinis* (Kütz.) V. H., ее можно видеть на фотографии *A. ovalis* var. *pediculus* Kütz. в работе A. Ehrlich (1973) и, наконец, показана она и для *A. libyca*, *A. aequalis* Giffen (Krammer, 1980), причем у последней она сильно сглажена на середине каждой ветви шва на брюшной стороне.

У исследованных нами с помощью СЭМ видов осевая складка была совершенно гладкой, но, как отмечает Krammer (1980), брюшной край ее может иметь один ряд пор, прерванных в центре. На фотографии *A. veneta* Kütz. var. *capitata* Haworth, приведенной в работе S. Lichti-Federovich (1979), четко показано наличие на складке частых пор, занимающих и пространство между центральными окончаниями ветвей шва, что само по себе весьма необычно.

Пока известно лишь два вида рода *Amphora*, у которых на створке отсутствует осевая складка, это *A. securicula* Perag. (рис. 1, *11*) и *A. thumensis*. Принадлежность последней диатомеи к этому роду неоднократно оспаривалась. Некоторые диатомисты относили ее к роду *Cymbella* (Krasske, 1933; Hustedt, 1945), так как первальварная ось панцирей этого вида не изогнута, а конечные щели шва при малых увеличениях кажутся загнутыми вентрально. J. Kingston с соавторами (1980), а также Krammer (1980) с помощью СЭМ показали наличие у этого вида таких характерных для рода *Amphora* признаков, как гиалиновое ребро на границе шовной стороны и ресидуума, структура пояска, строение шва и др. Если в дальнейшем выяснится, что отсутствие осевой складки — случай исключительный для представителей рода *Amphora*, то, по-видимому, этот вид следует рассматривать как «межродовой» феномен (как определяют переходные виды Patrick и Reimer, 1975).

Одним из важных в филогенетическом отношении вопросов, требующих разрешения, является вопрос о связи осевой складки и канопеума — образования, ранее обнаруженного у представителей родов *Navicula* Bory (Sims, Paddock, 1979; Kaczmarska, 1979) и *Mastogloia* Thw. (Ricard, 1975).

Указанную осевую складку можно рассматривать как элемент шовной системы, так как она вместе со щелью шва образует единую конструкцию. Нельзя не согласиться с мнением Krammer (1980) относительно того, что тесная связь осевой складки со швом свидетельствует о важной роли ее в функции шва. Несомненно, что расширение круга исследований позволит использовать особенности строения осевой складки как таксономический признак на том или ином уровнях.

На внутренней поверхности створки шов у представителей рода *Amphora* имеет более или менее типичное для шовных диатомей строение, щель его сопровождается осевыми ребрами, степень развития которых обычно не велика, хотя чрезмерно сильно развитые осевые ребра наблюдались, например, у *A. securicula*, как это видно на рис. 1, *12*. Конечные щели у наблюдаемых нами видов были довольно слабо развиты (рис. 1, *13*).

Структуру центрального узелка у видов рода *Amphora* можно выявить только с помощью СЭМ. Как стало известно, часто он имеет вид нежного продолговатого утолщения между центральными окончаниями двух ветвей шва (рис. 1, *14*). Schoeman и Archibald (1978), впервые опубликовавшие подобную структуру, назвали его «языковидный выступ» и показали для *A. normanii*, *A. veneta*, известна она и у *A. thumensis* (Kingston e. a., 1980; Krammer, 1980), а в наших наблюдениях эта структура отмечена у двух неидентифицированных видов. Несколько иное строение центрального узелка показал Krammer (1980) для *A. libyca*. В отличие от вышеописанного здесь центральные окончания двух ветвей шва на внутренней поверхности створки завершались изолированными друг от друга продолговатыми утолщениями, поверх которых проходит неглубокая бороздка. Хотя эта структура отлична от описанной Schoeman и Archibald (1978), Krammer (1980), ссылаясь на них, также называет ее языковидным выступом. Следует отметить, что строение центрального узелка, отмеченное Krammer (1980), не специфично только для видов рода *Amphora*. Ранее оно было описано E. Cox (1978) для *Navicula grevillii* (Ag.) Heiberg (как elongate raised structures), что среди прочих признаков позволило ей дифференцировать этот вид от близкого *N. comoides* (Dillw.) Perag.

Krammer (1980) обнаружил еще один интересный элемент панциря, присущий видам подрода *Amphora*, — это мембрановидный придаток, отходящий на наружной поверхности створки от продольного ребра, разделяющего загиб спинной стороны и собственно створку. Нам этот придаток наблюдать не приходилось даже на створках, не подвергшихся разрушению при обработке. Пока неясно, всегда ли при наличии продольного ребра развивается и придаток.

Единственной работой, специально посвященной исследованию с помощью СЭМ пояска видов рода *Amphora*, является статья T. Gotoh (1980), в которой он отмечает однообразие структуры пояска исследованного им неидентифицированного представителя рода *Amphora* (из секции *Halamphora*), указав, что цингулюм исследованного вида состоит из одиночных открытых ободков, форму которых он сравнивает с заколкой для волос. Ширина ободка в дорсальной части несколько шире вентральной. Открытая часть ободка располагается близ оттянутых концов панциря, при этом у соседних ободков замкнутые и открытые части локализованы альтернативно. Именно такое строение ободков наблюдали и мы у видов секции *Halamphora*: *A. coffeaeformis*, *A. caroliniana*, *A. holsatica* Hust., *A. delicatissima*. При обработке панциря открытые концы ободков смещаются и легко различимы в СЭМ (рис. 1, *15*). Структура ободков из ареол округлых или чаще удлиненных, имеющих вид точек или коротких штришков и располагающихся в один или чаще в два ряда вдоль ободка (рис. 1, *15*; 2, *1—3* — см. вклейку), исключая закругленную его часть на полюсах панциря, которая обычно гладкая. Gotoh (1980) же указал один из способов соединения элементов пояскового ободка. Край загиба створки накладывается на тонкий неструктурированный край первого ободка, свободный край которого в свою очередь прикрывает край второго ободка, и т. д. У исследованных нами видов наблюдались разные способы соединения ободков со створкой. Так, у *A. commutata* Grun. на спинной стороне (рис. 2, *2*) ясно видно, что первый ободок накладывается своим краем на эпивальву (слева). Напротив, у *A. coffeaeformis*, *A. delicatissima*, *A. holsatica* спинной край створки накладывался на край первого соединительного ободка (рис. 1, *15*; 2, *3*).

До настоящего времени в литературе мало данных относительно строения ареол у видов рода *Amphora*. J. Helmcke и W. Krieger (1953, 1961) показали, что ареолы замкнуты очень нежными ситовидными мембранами. Schoeman и Archibald (1978) наблюдали ареолы, прикрытые рикой, Krammer (1980) считает, что у *A. pediculus* (Kütz.) Grun. створки видов подрода *Amphora* имеют ареолы, открывающиеся на наружной поверхности створки удлиненными узкими перфорациями и замкнутые ситовидными мембранами — на внутренней. У каспийских видов мы отмечали крупные удлиненные ареолы, которые у некоторых видов рода были замкнуты мембраной неправильносетчатого строения (рис. 2, *4*) или рикой (*A. angularis* var. *caspica*). У других представителей рода мы наблюдали прямоугольные камеры с велумом, прорезанным щелью, которая ориентирована параллельно (*A. beaufortiana* Hust.) или перпендикулярно поперечным ребрам (*A. securicula*) (рис. 2, *5*, *6*). Заметим, что близкий тип строения характерен и для видов рода *Haslea* Simons., встречается и у отдельных представителей рода *Navicula*.

Несмотря на успех этих первых исследований морфологии панциря видов рода *Amphora* на новом уровне, остается еще много спорных и нерешенных проблем. Например, следует решить вопрос, связанный с осевым полем на спинной стороне, так как осевую складку нельзя отождествлять с этим элементом. Неизвестно строение поясковой зоны панциря многих видов. Изображения изолированных ободков почти не публикуются, и форма их чаще всего остается неизвестной. Обычно авторы, описывая поясковую зону видов рода *Amphora*, ограничиваются указанием на число ободков, реже — на число и форму ареол на них. Чрезвычайно мало сведений о загибе брюшной стороны, строение которого можно видеть только в СЭМ и который, как показали наши наблюдения, может иметь структуру, отличную от структуры брюшной стороны створки (рис. 2, *7—9*).

Решение этих вопросов поможет упорядочить деление рода на секции (за которое фактически не брался никто из современных диатомистов со времен P. Cleve), позволит более точно идентифицировать виды. Наконец, станет возможным определить таксономическую ценность признаков, установленных электронно-микроскопически, для чего пока слишком мало материала.

Возвращаясь к сущности различий в строении панцирей видов родов *Amphora* и *Cymbella*, напомним, что Patrick и Reimer (1975) на светооптическом уровне определили их следующим образом. Это наличие ресидуума, отсутствие или невыраженность конечных узелков у многих видов рода *Amphora* (тогда как у видов рода *Cymbella* они почти всегда резко выражены), а также связанное с этим обычное отсутствие ясно очерченных внутренних и наружных щелей дистальных окончаний шва у диатомей рода *Amphora* в противоположность *Cymbella*. Наружные дистальные концы шва у видов рода *Cymbella* обычно крючковидные, полукруглые или штыкообразной формы, внутренние концы короткие, чаще прямые. У водорослей рода *Amphora* дистальные концы шва более часто выглядят аркообразными продолжениями ветвей шва. Наконец, для *Amphora* не характерны изолированная точка или стигма, которые часто встречаются на центральном поле видов рода *Cymbella*, хотя отметим здесь же, что мы наблюдали редкий случай наличия изолированных пор на центральном поле у отдельных экземпляров *A. securicula* (рис. 2, *10*), но со спинной стороны собственно створки.

На основании исследования пресноводных видов секции *Amphora* Krammer (1980) дополнил отличия этих двух родов следующими признаками. У видов рода *Amphora* центральные и конечные щели ветвей шва (если они развиты) загнуты в одну и ту же сторону дорсально, тогда как у *Cymbella* центральные и конечные щели обычно загнуты в противоположные стороны. Дистальные внутренние щели шва у диатомей рода *Amphora* не заканчиваются в хеликтоглоссах, подобно тому как это имеет место у видов рода *Cymbella*. Отмечается также характерное для представителей рода *Amphora* наличие ареол с крупными перфорациями на наружной поверхности створки и велумом на внутренней. У видов же рода *Cymbella* перфорации, по Krammer (1980), всегда мелки, велум располагается на наружной поверхности. С этим последним утверждением не согласуются наши наблюдения, касающиеся *A. securicula* (рис. 1, *11*, *12*; 2, *6*), у которого велум располагается на наружной поверхности створки. Заметим, что выше мы отмечали и другие «нетипичные» признаки у этого вида; пока неизвестно, как широко распространены они в секции *Oxyamphora*. Во всяком случае у другого исследованного нами представителя этой же секции — *A. hyalina* — обнаружено вполне типичное для рода строение, включающее наличие осевой складки, гиалинового ребра на границе спинной стороны створки и ее загиба и т. д.

Подытоживая все известные современные данные по морфологии диатомей рода *Amphora*, можно отметить их недостаточность и фрагментарность, не позволяющие полностью дать представление о характерных особенностях и объеме рода на новом уровне. В этой связи очень важно расширение электронно-микроскопических исследований видов *Amphora*, как впрочем и многих других родов отдела *Bacillariophyta*. Особое значение эти работы приобретают в свете подготовки к печати второго и третьего томов издания «Диатомовые водоросли СССР».

ЛИТЕРАТУРА

Караева Н. И. Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Баку, 1975. 4 с. — *Караева Н. И.*, *Гаджиева М. А.* Новые данные к изучению диатомовых Каспийского моря. I. — Нов. сист. низш. раст., 1975, с. 123—129. — *Begin Z. B.*, *Ehrlich A.*, *Nathan Y.* Lake Lisan the pleistocene precusor of the Dead sea. — Geol. Surv. Israel Bul., 1974, N 63, p. 1—30. — *Cox E. J.* Taxonomic studies on the diatom genus *Navicula* Bory *Navicula grevillii* (C. A. Ag.) Heiberg and *N. comoides* (Dillwyn) H. & M. Peragallo. — Bot. J. Linn. Soc., 1978, vol. 76, № 2, p. 127—143. — *Daniel G. F.*, *Chamberlain A. H. L.*, *Jones E. B. G.* Ultrastructural observations on the marine fouling diatom *Amphora*. — Helgoländ Meeresuntersuch., 1980, vol. 34, N 2, p. 123—149. — *Ehrlich A.* Quaternary diatoms of the Hula basin (Northern Israel). — Geol. Surv. Israel Bul., 1973, N 58, p. 1—39. — *Ehrlich A.* The diatoms of the hyperhaline solar lake (NE Sinai). — Isr. J. Bot., 1978, vol. 27, N 1, p. 1—13. — *Gotoh T.* Observations on the girdle of the genus *Amphora* (Diatoms). — Jap. J. Phytol., 1980, vol. 28, N 3, p. 151—155. — *Helmcke J. G.*, *Krieger W.* Diatomeenschalen im elektronen-mikroskopischen Bild. Teil I. Berlin, 1953, Plates 1—102. — *Helmcke J. G.*, *Krieger W.* Diatomeenschalen im elektronen-mikroskopischen Bild. Teil III. Weinheim, 1961. Plates 201—300. — *Hustedt F. Bacillariophyta* (*Diatomeae*). — In: *Pascher A.* Die Süswasserflora Mitteleuropas. Hf. 10, 1930. Jena, 466 S. — *Hustedt F.* Diatomeen aus Seen und Quellgebiten der Balkan-Halbinsel. — Hydrobiol., 1945, Bd 15 (4), S. 867—973. — *Kaczmarska I.* Structure of longitudinal siliceous ribs in some species of *Navicula*. — Algol. Stud., 1979, vol. 22, Arch. Hydrobiol. Suppl., N 56, p. 29—39. — *Kingston J. C.*, *Lowe R. L.*, *Stoermer E. F.* Morphological observations of *Amphora thumensis* (Mayer) A. Cl. using light and scanning electron microscopy. — Micron, 1980, vol. 11, N 1, p. 9—10. — *Krammer K.* Morphologic and taxonomic investigations of some freshwater species of the diatom genus *Amphora* Ehr. — Bacillaria, 1980, vol. 3, p. 197—226. — *Krasske K.* Über Kieselguhr-Geschiebe von Oderberg-Bralitz. — Zs. Geschieb, 1933, Bd 9 (2), S. 84—95. — *Lichti-Federovich S.* Contributions to the diatom flora of Arctic Canada: report I. Scanning electron micrographs of some freshwater species from Ellesmere Island. — Pap. Geol. Surv. Can., 1979, № 79—1B, p. 71—82. — *Patrick R.*, *Reimer C. W.* The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii, vol. 2, p. 1. Philadelphia, 1975. 214 p. — *Peragallo H.* et *M.* Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. I, II. Texte et Atlas. Grez-Sur-Loing, 1897—1908. 492 p. — *Ricard M.* Ultrastructure de quelques *Mastogloia* (diatomées bentiques) marines d'un lagon de Thaiti. — Protistologica, 1975, t. XI, f. 1, p. 49—60. — *Ross R.*, *Cox E. J.*, *Karayeva N. I.* e. a. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. — Beih. Nova Hedw., 1979, Hf 64, p. 513—533. — *Schoeman F. R.*, *Archibald R. E. M.* The diatom flora of Southern Africa, N 4. CSIR Special report, National Institute for water research. Pretoria, 1978. 68 p. — *Sims P. A.*, *Paddock T. B. B.* Observations and comments on some prominent morphological features of Naviculoid Genera. — Beih. Nova Hedw., 1979, Hf 64, p. 169—191.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку.

Получено 7 XII 1982.

УДК 581.4.331.2 : 582.734

Бот. журн., т. 69, № 4

В. Н. Косенко, Нгуен Тьен Хьеп, Г. П. Яковлев

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *RUBUS* (*ROSACEAE*) ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

V. N. KOSENKO, NGUEN TIEN HIEP, G. P. YAKOVLEV.
PALYNOMORPHOLOGICAL STUDY OF THE REPRESENTATIVES OF THE GENUS *RUBUS* (*ROSACEAE*) IN THE FLORA OF VIET-NAM

Исследована морфология пыльцевых зерен 30 видов рода *Rubus*, относящихся к 2 подродам и 7 секциям. Все изученные виды имеют трехборозднопоровые пыльцевые зерна. Основные различия между видами проявляются в размере и форме пыльцевых зерен, а также типе поверхности экзины. Обнаружена сетчатая и струйчатая скульптуры поверхности. Секции *Idaeanti*, *Acuminati* и *Moluccani* являются гетерогенными по палиноморфологическим признакам. Виды, относящиеся к подроду *Malachobatus*, характеризуются более крупными пыльцевыми зернами.

Род *Rubus* L. был описан Линнеем (Linnei, 1753) с типовым видом *R. fruticosus* L. W. Focke (1910—1914) включил в род *Rubus* 424 вида, распределив их в 12 подродов. Эта система, базирующаяся почти исключительно на сравнительно-морфологических данных, и до настоящего времени является основной в работе систематиков и морфологов.

Одним из авторов настоящей статьи (Хьеп, 1982) выполнена систематическая обработка рода *Rubus* для территории Вьетнама. Согласно Хьепу, во флоре Вьетнама насчитывается 54 вида этого рода, относящихся к двум подродам: *Idaeobatus* и *Malachobatus*. Виды указанных подродов различаются по форме прилистников и способу прикрепления их к черешку листа, по типу листьев (простые и сложные) и степени их рассечения, по типу соцветия, по величине чашелистиков и наличию или отсутствию щетинистых придатков вдоль края чашелистиков.

Целью данной работы явилось сравнительно-палиноморфологическое изучение представителей рода *Rubus*, произрастающих на территории Вьетнама. Как известно, работы по сравнительной палиноморфологии рода *Rubus* не проводились. В литературе по этому вопросу имеются лишь ограниченные сведения. Наиболее крупной по объему, по-видимому, является работа M. Ikuse (1955), которая изучила морфологию пыльцы 15 японских видов рода. К сожалению, в этой работе не приводятся рисунки и микрофотографии, что ограничивает возможности сравнения. Исходя из представленной Ikuse таблицы видно, что изученные ею виды близки по морфологии пыльцевых зерен и незначительные различия проявляются главным образом в размере и форме пыльцевых зерен. В дополнение к этому указывается на отличие пыльцевых зерен *R. pedatus* J. E. Sm. от остальных изученных видов по типу поверхности пыльцевых зерен. Скульптура пыльцевых зерен *R. pedatus* струйчатая, в то время как у других видов она мелкосетчатая. Имеются также палиноморфологические данные о некоторых европейских видах рода *Rubus* (Reitsma, 1966; Erdtman, 1966; Демченко, 1967; Куприянова, 1978). Среди этих видов у *R. chamaemorus* L. обнаружена шиповатая поверхность экзины (высота шипов до 2.0 мкм). Из видов, произрастающих на территории Вьетнама, ранее были изучены только пыльцевые зерна *R. pinnatisepalus* и *R. pinfaënsis* по материалу, собранному на о. Тайвань.

Необходимо отметить, что все исследования, касающиеся морфологии пыльцевых зерен видов рода *Rubus*, проводили только с помощью светового микроскопа. Незначительные сведения о морфологии пыльцы видов рода *Rubus* побудили нас к более детальному изучению поверхности экзины с использованием сканирующего микроскопа.

Материал и методика

Исследовали морфологию пыльцевых зерен 30 видов рода *Rubus*, относящихся к 2 подродам и 7 секциям. Использовали гербарный материал, собранный главным образом Нгуен Тьен Хьепом с территории Вьетнама, им определенный и хранящийся в Гербариях Биологического института при Научно-исследовательском центре СРВ г. Ханоя (HN) и г. Хошимина (HM), а также Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Национального музея естественной истории в Париже (P) и Британского музея (BM).

Описания и измерения пыльцевых зерен осуществлены с помощью светового микроскопа NF и сканирующих электронных микроскопов SWICK-SCAN-100 и JSM-35C. Изучение пыльцевых зерен с помощью светового микроскопа проводили на препаратах, приготовленных по методу G. Erdtman (1943). На сканирующих микроскопах (СЭМ) исследовали главным образом неацетолизированные пыльцевые зерна. Для изучения пыльцевых зерен с помощью СЭМ выделенные из цветков пыльники обрабатывали 70%-м раствором этилового спирта в течение суток, закрепляли на предметном столике и перед просмотром напыляли золотом.

Для каждого вида проведены измерения основных параметров 25—30 пыльцевых зерен.

Классификация пыльцевых зерен по размеру дается согласно Erdtman (1945).

Был изучен следующий материал:

I. Subgen. *Idaeobatus* Focke

Sect. *Corchorifolii* Focke

1. *R. corchorifolius* L. fil. Prov. Hā tuyên, Phó ban˃g, IV 1975, Hiêp, N 14 322 (NH).
2. *R. caudatisepalus* Hiep et Yakovl. Prov. Hoan̄g liên so˃n, Sapa, sine coll., N 75 (HN).
3. *R. althaeoides* Hance, Prov. Hoan̄g liên so˃n, Sapa, I 1975, Hiêp, N 8 683A (HN).

Sect. *Leucanthi* Focke

4. *R. leucanthus* Hance. Prov. Hoan̄g liên so˃n, Sapa, I 1975, Hiêp, N 8 832A (HN); prov. Hā tuyên, Phó ba˃ng, IV 1975, Hiêp, N 14 550 (HN).

Sect. *Rosaefolii* Focke

5. *R. rosaefolius* J. E. Sm. Prov. Lang so˃n, Chi lăng, II 1964, sine coll., s. n. (HN); prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, IV 1929, Pételot, N 3 372 (HN); Nepal, Wallich, NN 234 (LE), 741 (BM); prov. Thái biñh, Quyñh côi, IV 1965, sine coll., N 163 (HN).

6. *R. sorbifolius* Maxim. Prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, IV 1936, Pételot, N 5 874 (HN).

Sect. *Idaeanti* Focke

7. *R. niveus* Thunb. Prov. Gialai-Kontum, Ngoc linh, Dacgley, III 1978, Daō, N 147 (HN, HM).

8. *R. inopertus* (Diels) Focke. Prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, V 1961, Lan, N 2 085 (LE).

9. *R. pinfaënsis* Lévl. et Vaniot. Prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, VI 1942, Pételot, N 7 656 (HM, P).

10. *R. obcordatus* (Franch.) Thuan. Prov. Gialai-Kontum, Ngoc linh, Dacgley, III 1978, Daō, N 146 (NH, HM); Nepal, Wallich, N 730 (LE).

11. *R. ellipticus* J. E. Sm. Nepal, Wallich, N 740 (LE).

II. Subgen. *Malachobatus* Focke

Sect. *Elongati* Focke

12. *R. assamensis* Focke. Prov. Cao bañg, Nguyên biñh, Pia Quac, VI 1976, Biên et Dỏ, N 117 (HN).

13. *R. sapaënsis* Hiep et Yakovl. Prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, VIII 1929, Pételot, N 3 577 (HM, P).

14. *R. chroosepalus* Focke. China, Western Hupeh, 1907—1909, Wilson, N 79 (LE).

Sect. *Acuminati* Focke

15. *R. ligulatifolius* Hiep et Yakovl. Prov. Cao bañg, Nguyên biñh, Pia Quac, VI 1976, Daō, Khôi et Phu˂, N 76 (HN).

16. *R. acuminatus* J. E. Sm. East. Himalaya, 1861—1862, herb. Griffith, N 2 152 (LE).

17. *R. laxus* Focke. Prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, VII 1963, sine coll., N 1 458 (HN).

Sect. *Moluccani* Focke

18. *R. malvaceus* Focke. Prov. Lang so˃n, Dôñg da˂ng, IX 1976, Hiêp, N 53-TH (HN).

19. *R. alceifolius* Poir. Prov. Lang so˃n, Dôñg mo˃et Van linh, IX 1939, Pételot, N 7 066 (HM, P).

20. *R. pinnatisepalus* Helms. Sine loc., VII 1976, sine coll., N 610 (HN).

21. *R. moluccanus* L. Prov. Hā so˃n biñh, Ba vi, V 1940, Pételot, N 7 059 (HM, P).

22. *R. chevalieri* Card. var. *angkae* (Geddes) Thuan. Prov. Gialai-Kontum, Mang giang, Dăc doa, XI 1978, Phu˃o˃ng, N 796 (HN).

23. *R. tamdaoënsis* Hiep et Yakovl. Prov. Vinh phu˃, Tam dảo, X 1975, N 14 861 (HN, LE).

24. *R. clemens* Focke. Prov. Hā tuyên, Phó ban˃g, XII 1976, Bân, Biên, Khôi et Hiêp, N 34 (HN).

25. *R. truncatifolius* Hiep et Yakovl. Prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, X 1976, Do˃et Khôi, N 160 (HN, LE).

26. *R. multibracteatus* Lévl. et Vaniot. Prov. Hoañg liên so˃n, Sapa, I 1975, Hiêp, N 8 857 (HN).

27. *D. viscidus* Focke. Prov. Cao bañg, Nguyên biñh, Pia Quac, XII 1974, Hiep, N 8 294 (HN).

28. *R. feddei* Lévl. et Vaniot. Prov. Cao bañg, Nguyên biñh, massif du Pia Quas, VII 1942, Pételot, N 678 (HM, P).

29. *R. polyadenus* Card. Prov. Hoang liên so͗n, Sapa, massif du Song Ta Van, VII 1931, Pételot, N 5 410 (HM, P).

30. *R. ochraceus* Card. Prov. Hoang liên so͗n, Sapa, sine coll., N 1 459, (HN).

Результаты и обсуждение

Результаты проведенного исследования сведены в таблице (даны средние значения измеряемых величин).

Тип скульптуры и основные параметры пыльцевых зерен (в мкм) изученных видов рода *Rubus*

№ п/п	Таксон	Экваториальный диаметр	Полярная ось	Ширина мезокольпиума	Диаметр апокольпиума	Диаметр поры	Толщина экзины	Размер (условная классификация по Erdtman)	Скульптура экзины
	Subgen. *Idaeobatus* Sect. *Corchorifolii*								
1	*R. corchorifolius*	17.64	21.15	9.18	5.19	3.30	1.73	Мелкие	Струйчатая
2	*R. caudatisepalus*	23.85	30.05	13.73	9.30	3.30	1.73	Средние	»
3	*R. althaeoides*	17.41	21.82	6.51	6.06	1.69	1.73	Мелкие	»
	Sect. *Leucanthi*								
4	*R. leucanthus*	16.26	20.13	9.01	6.92	3.69	1.73	»	Сетчатая
	Sect. *Rosaefolii*								
5	*R. rosaefolius*	17.28	21.82	5.97	6.27	2.37	1.73	»	Струйчатая
6	*R. sorbifolius*	19.03	22.84	10.57	6.14	2.45	1.73	»	»
	Sect. *Idaeanti*								
7	*R. niveus*	16.75	22.26	5.93	6.14	2.73	1.73	»	»
8	*R. inopertus*	19.35	27.99	8.79	7.98	3.46	1.73	Средние	»
9	*R. pinfaënsis*	21.44	27.56	10.07	8.65	3.59	1.73	»	Сетчатая
10	*R. obcordatus*	17.50	22.92	8.40	5.19	3.03	1.73	Мелкие	Струйчатая
11	*R. ellipticus*	20.18	23.62	10.15	6.43	2.15	1.73	»	»
	Subgen. *Malachobatus*								
	Sect. *Elongati*								
12	*R. assamensis*	25.08	31.30	14.88	4.86	3.76	1.73	Средние	Струйчатая
13	*R. sapaënsis*	21.45	25.09	8.22	8.65	3.35	1.73	»	»
14	*R. chroosepalus*	18.56	26.28	9.02	5.19	2.64	1.73	»	»
	Sect. *Acuminati*								
15	*R. ligulatifolius*	31.48	32.87	18.34	5.72	3.84	1.73	Средние	Струйчатая
16	*R. acuminatus*	22.38	30.13	11.12	6.50	4.33	1.73	»	»
17	*R. laxus*	21.31	26.45	10.76	6.93	3.34	1.73	»	Сетчатая
	Sect. *Moluccani*								
18	*R. malvaceus*	24.57	30.92	8.48	6.63	3.51	1.73	Средние	Сетчатая
19	*R. alceifolius*	35.78	42.54	10.09	10.21	3.46	1.73	»	»
20	*R. pinnatisepalus*	33.20	40.72	12.88	8.56	3.46	1.73	»	»
21	*R. moluccanus*	30.11	36.75	16.34	6.92	3.46	1.73	»	»
22	*R. chevalieri*	19.12	37.77	13.44	12.68	4.25	1.73	»	»
23	*R. tamdaoënsis*	32.00	40.52	16.09	9.03	3.92	1.73	»	»
24	*R. clemens*	23.62	30.39	12.34	7.29	4.14	1.73	»	Струйчатая
25	*R. truncatifolius*	28.80	37.24	12.28	10.38	3.72	1.73	»	Сетчатая
26	*R. multibracteatus*	24.40	33.94	8.97	6.75	3.67	1.73	»	»
27	*R. viscidus*	19.17	29.25	11.09	13.84	2.81	1.73	»	Струйчатая
28	*R. feddei*	21.34	31.25	9.27	5.88	3.34	1.73	»	»
29	*R. polyadenus*	27.05	30.95	15.14	6.32	3.82	1.73	»	»
30	*R. ochraceus*	28.82	36.06	17.18	8.94	4.00	1.73	»	Сетчатая

Пыльцевые зерна изученных видов рода *Rubus* трехборозднопоровые, эллипсоидальные, в очертании эллиптические (большинство видов — рис. 1, *1*, *8*; 2, *3* — см. вклейки) и сплющенно-сфероидальные, в очертании округлые

(*R. ligulatifolius*, *R. ellipticus*, *R. tamdaoënsis*, *R. pinfaënsis* — рис. 2, *5*, *7*) или треугольные (*R. polyadenus* — рис. 1, *7*), мелкие (sect. *Leucanti*, sect. *Rosaefolii* и некоторые виды sect. *Corchorifolii* и sect. *Idaeanti*) и среднего размера (sect. *Elongati*, sect. *Acuminati*, sect. *Moluccani*, sect. *Corchorifolii* — *R. caudatisepalus*, sect. *Idaeanti* — *R. inopertus* и *R. pinfaënsis*). Борозды длинные (размер апокольпиума от 4.86 до 13.84 мкм), узкие, концы борозд заостренные, край борозд неровный, мембрана мелкобугорчатая, диаметр бугорков 0.5—1.0 мкм, диаметр поры от 1.69 (*R. althaeoides*) до 4.33 мкм (*R. acuminatus*), толщина экзины 1.73 мкм, скульптура сетчатая (sect. *Leucanthi*, sect. *Acuminati* — *R. laxus*, sect. *Idaeanti* — *R. pinfaënsis* и большая часть видов sect. *Moluccani*) и струйчатая (sect. *Corchorifolii*, sect. *Rosaefolii*, sect. *Idaeanti* — большинство видов, некоторые виды sect. *Moluccani*), апокольпиум и мезокольпиум не различаются по рисунку поверхности. Между отдельными струйками располагаются ячейки, диаметр которых, как правило, равен диаметру ячей сетчатой поверхности — не более 0.2 мкм (рис. 1, *2*).

Sect. *Corchorifolii*

Изученные 3 вида этой секции характеризуются только одним струйчатым типом скульптуры пыльцевых зерен, хотя и различаются по ряду других палиноморфологических признаков. Пыльцевые зерна *R. caudatisepalus* среднего размера, в то время как у двух других видов они мелкие. Виды *R. caudatisepalus* и *R. corchorifolius* близки по размеру пор (3.30 мкм) и по этому признаку отличаются от *R. althaeoides* (рис. 1, *1*, *2*), поры которого значительно мельче (1.69 мкм). Пыльцевые зерна *R. caudatisepalus* отличаются от остальных видов этой секции более продолговатой формой и наличием более коротких и узких борозд. Между струйками обнаружены ячейки диаметром 0.10—0.15 мкм. Прослеживается зависимость между длиной струек и числом ячеек, а именно: чем короче струйки, тем большее число ячеек располагается между ними.

Sect. *Leucanthi*

Представлена в нашем материале одним видом *R. leucanthus*. Пыльцевые зерна этого вида мелкие, широкоэллипсоидальные, с бороздами, резко сужающимися к полюсам и широкими на экваторе (5.0 мкм). Поры крупные (диаметр 3.69 мкм) и хорошо видны как в световом, так и в электронном микроскопах. Скульптура сетчатая, ячеи диаметром 0.2 мкм.

Sect. *Rosaefolii*

Оба изученных вида очень близки по палиноморфологическим признакам. Пыльцевые зерна широкоэллипсоидальные, мелкие. Борозды длинные, более широкие у *R. rosaefolius*. Концы борозд острые, край борозд неровный, мембрана бугорчатая или почти гладкая с отдельными бугорками, далеко отстоящими друг от друга. Поры очень хорошо выражены, некрупные (2.37—2.45 мкм). Скульптура типично струйчатая (рис. 1, *3*, *4*) у *R. rosaefolius* и с менее рельефными струйками у *R. sorbifolius*. Струйки *R. rosaefolius* длинные, многие из них простираются по всему пыльцевому зерну (рис. 1, *4*). Толщина струек 0.2 мкм. Между струйками находятся ячейки диаметром 0.1 мкм. Ячейки на поверхности пыльцевых зерен *R. sorbifolius* крупнее (0.2 мкм) и в большем числе.

Sect. *Idaeanti*

Секция палинологически явственно гетерогенна. Пыльцевые зерна изученных 5 видов несколько различаются по форме — продолговато-эллипсоидальные у *R. inopertus* и сплющенно-сфероидальные у остальных видов (рис. 1, *5*, *2*, *7*), у *R. inopertus* и *R. pinfaënsis* среднего размера, у прочих видов мелкие. Поры у всех видов хорошо выражены, однако разные по величине. Самые широкие борозды у *R. niveus* (рис. 1, *5*). По длине борозд виды очень близки. По типу скульптуры среди видов секции выделяется *R. pinfaënsis*, имеющий сетчатую скульптуру пыльцевых зерен, прочие виды характеризуются струйчатой поверхностью (рис. 2, *8*). Ячеи сетки на поверхности пыльцевых зерен *R. pinfaënsis* крупнее (0.3 мкм), чем у других видов с сетчатой скульптурой экзины. У видов секции, обладающих струйчатой экзиной, между струйками располагаются ячеи 0.2 мкм в диам.

Sect. *Elongati*

Палинологически секция гомогенна. Пыльцевые зерна среднего размера, эллипсоидальной формы, имеют длинные и узкие борозды с бугорчатой мембраной. Размер бугорков на мембране 0.1—0.2 мкм. Поры крупные. Скульптура струйчатая. Однако у пыльцевых зерен *R. assamensis* в отличие от других видов данной секции и остальных изученных видов рода *Rubus* струйки наиболее длинные и ориентированы вдоль полярной оси пыльцевого зерна (рис. 1, *9*).

Sect. *Acuminati*

Секция палинологически гетерогенна. Пыльцевые зерна изученных видов среднего размера, сплющенно-сфероидальные у *R. ligulatifolius* и эллипсоидальные у *R. acuminatus* и *R. laxus*, имеют длинные и узкие борозды, крупные поры (у *R. acuminatus* диаметр поры равен 4.33 мкм — наибольший среди всех изученных видов), концы борозд заостренные, мембрана бугорчатая, бугорки плотно прилегают друг к другу. Скульптура сетчатая у *R. laxus* (рис. 2, *1*) и более рельефная — струйчатая — у *R. ligulatifolius* и *R. acuminatus*. Ячеи на поверхности пыльцевых зерен 0.2 мкм в диам.

Sect. *Moluccani*

Из этой секции изучено 13 видов. Для ее представителей характерны наиболее крупные пыльцевые зерна (у всех видов среднего размера), эллипсоидальной (рис. 1, *8*) или сплющенно-сфероидальной формы (рис. 1, *7*). У большинства видов борозды короткие, а поры крупные. По типу скульптуры виды секции разделяются на две группы. У *R. polyadenus*, *R. feddei*, *R. clemens*, *R. viscidus* типично струйчатая скульптура экзины (рис. 1, *7*, *8*). Для остальных видов характерна сетчатая скульптура (рис. 2, *2—6*). Ячеи сетки мелкие (0.10—0.15 мкм).

Таким образом, проведенное нами сравнительно-палиноморфологическое изучение вьетнамских видов рода *Rubus* позволило установить следующее:

1) Пыльцевые зерна изученных видов характеризуются одним типом апертур — меридионально трехборозднопоровые пыльцевые зерна.

2) Виды различаются по размерам (мелкие и средние) и форме (эллипсоидальные и почти сфероидальные) пыльцевых зерен, а также по рисунку поверхности экзины. Выявлена сетчатая и струйчатая скульптуры экзины.

3) Секции *Idaeanti* и *Acuminati* являются гетерогенными по палиноморфологическим признакам.

4) Секция *Moluccani* является гомогенной по морфометрическим признакам пыльцы, но ее виды различаются по типу скульптуры экзины.

5) Виды, относящиеся к подроду *Malachobatus*, выделяются константно более крупными пыльцевыми зернами.

В заключение следует отметить, что наиболее полное использование палиноморфологических данных для систематики и таксономии рода *Rubus* возможно только при изучении его в более широком объеме.

ЛИТЕРАТУРА

Демченко Н. И. О пыльце *Rubus chamaemorus*. — Бот. журн. АН УССР, 1967, т. 52, № 4, с. 535—538. — *Куприянова Л. А.* Род *Rubus*. — В кн.: Куприянова Л. А., Л. А. Алешина. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР, т. 2. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Нгуен Тьен Хьеп.* Семейство розоцветных (*Rosaceae* Juss.) во флоре Вьетнама. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 16 с. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Waltham. Mass., 1943. 240 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. 3.

Morina L. with an addition on pollen morphology. — Svensk. Bot. Tidskr., 1945, vol. 39, N 2, p. 187—191.— *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. Vol. 1. N. Y.; London, 1966. 554 p. — *Focke W. O.* Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus. Vol. 1—3. Stuttgart, 1910—1914. 274 p. — *Huang* Tseng Chieng. Pollen flora of Taiwan. Taipei, 1972. 298 p. — *Ikuse M.* General survey list of pollen grains in Japan (7) (*Rosales*, part. 4). — J. Jap. Bot., 1955, vol. 30, N 12, p. 365—368. — *Linnei C.* Species plantarum, Bd 1. Stokholm, 1753. 560 p. — *Reitsma R.* Pollen morphology of some European *Rosaceae*. — Acta Bot. Neerl., 1966, vol. 15, N 2, p. 290—307.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский химико-фармацевтический институт.

Получено 21 III 1983.

УДК 576.314 : 581.331.2 : 582.796

Бот. журн., т. 69, № 4

Т. Д. Сурова, Х. А. Велиева

УЛЬТРАСТРУКТУРА ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *MALVA SYLVESTRIS* (*MALVACEAE*)

T. D. SUROVA, H. A. VELIEVA. ON THE STRUCTURE OF THE POLLEN WALL IN *MALVA SYLVESTRIS* (*MALVACEAE*)

На СМ, СЭМ и ТЭМ исследована структура оболочки пыльцевых зерен *Malva sylvestris*. Показано, что покров, шипы, стерженьки и лежащий под ними толстый гомогенный слой экзины состоят из вещества одинаковой электронной плотности и структуры и, следовательно, являются составными частями сэкзины (эктэкзины). Мэкзина (мезэкзина) и нэкзина (эндэкзина) в спородерме данного вида не обнаружены. Выявлена двуслойность интины.

Анализируя литературные данные по морфологии пыльцы представителей сем. *Malvaceae*, мы столкнулись со значительными расхождениями, существующими между палинологами, относительно трактовки и изображения структуры экзины у этих растений. Большинство исследователей, работающих со световым микроскопом (СМ), различают два слоя в экзине мальвовых: тонкую покровную стерженьковую сэкзину и в 1.5—5 раз более толстую нэкзину (Erdtman, 1952; Saad, 1960; Агабабян, 1964; Chandhuri, Mallik, 1965; Rădulescu, Tarnavschi, 1979). Никто из авторов не указывает в описаниях, из скольких и каких именно слоев состоит нэкзина, но большинство изображает ее на палинограммах двуслойной. Только в двух работах представлены палинограммы, на которых нэкзина изображена в виде одной черной полосы (Chandhuri, Mallik, 1965; Tressens, 1974). Почти на всех схемах структурные элементы сэкзины — стерженьки, покров и скульптура (в данном случае преимущественно шипы) — окрашены менее интенсивно, чем нэкзина, или неокрашены вообще. Разница в окраске сэкзины и нэкзины свидетельствует, по мнению авторов, о неодинаковой оптической плотности этих слоев, а, следовательно, об их различном химическом составе и происхождении. Так, В. Ш. Агабабян (1964) указывает, что, по его наблюдениям, нэкзина мальвовых всегда сильнее окрашивается основным фуксином, чем покров и шипы, на основании чего делает вывод о сходстве химического состава двух последних компонентов сэкзины. По-разному изображают авторы взаимное расположение оснований стерженьков и лежащего под ними толстого гомогенного слоя экзины (нэкзины, в понимании большинства авторов). Как правило, подчеркивается, что существует резкая граница между основаниями стерженьков и нижележащим слоем экзины. В некоторых случаях основания стерженьков даже соединяют сплошной черной линией, которую отделяют от нижележащего слоя экзины узким неокрашенным промежутком (Chandhuri, Mallik, 1965; 33, фиг. P). По-видимому, в данном случае авторы признают наличие тонкого подстилающего слоя, однако не указывают об этом в тексте. Л. А. Алешина (1978) также не исключает возможности существования тонкого подстилающего слоя в спородерме мальвовых. Палинограммы, выполненные D. Rădulescu и I. Tarnavschi (1979), свидетельствуют о том, что стерженьки и покров имеют ту же природу, что и нижележащий слой экзины, а также, что стерженьки сливаются с лежащим под ними слоем. Электронно-микроскопические исследования S. Tressens (1974) не внесли ясности в структуру спородермы мальвовых. Больше информации содержится в работе S. Hanks и P. Fryxell (1979), которые исследовали сколы пыльцевых зерен представителей родов *Gaya* и *Herissantia* на сканирующем электронном микроскопе.

С целью уточнить структуру спородермы мальвовых были исследованы пыльцевые зерна *Malva sylvestris* на СМ, сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) и трансмиссионном (просвечивающем) электронном микроскопе (ТЭМ).

Материал и методика

В процессе обработки пыльцы для исследования на СМ были использованы методы окраски основным фуксином (Смольянинова, Голубкова, 1950) и ацетолизный (Erdtman, 1943).

На СЭМ (JSM-35) просмотрены образцы пыльцевых зерен, не подвергнутых предварительно ацетолизной обработке.

На ТЭМ (Tesla BS-500) исследованы ультратонкие срезы пыльцевых зерен, фиксированных 2.5%-м раствором глутарового альдегида и 1%-м OsO_4 на фосфатном буфере, обезвоженных в серии спиртов и абсолютном ацетоне и залитых в эпоксидную смолу — эпон. Ультратонкие срезы изготовлены стеклянным ножом на ультратоме Reichert, контрастированы на сеточках уранил-ацетатом и цитратом свинца.

Местонахождение исследованного образца: Азербайджанская ССР, Шемаханский р-н, с. Чухурюрд, 1981, Х. А. Велиева.

Результаты исследования

Данные СМ (рис. 1, *2* — см. вклейку). Пыльцевые зерна многопоровые, шаровидные, в очертании округлые, 103.4—116.6 мкм в диам. (с учетом длины шипиков), 92.4—101.2 мкм (без шипов). Поры в числе 70—90, округлые, диаметром 2.9—3.7 мкм с ровным краем. В экзине различаются стерженьковый слой, покров и толстый гомогенный слой, лежащий под стерженьками. Стерженьки тонкие, палочковидные, расположены не очень густо, формируют пятнистую текстуру покрова. Покров тонкий, перфорированный. Скульптура шиповатая. Шипы узкоконические со слегка притупленной верхушкой, гетероморфные: длинные, высота которых 9.8—10.0 мкм, и короткие, высотой 1.5—10.2 мкм. Расстояние между длинными шипами 10.0—10.2 мкм. Внутренний, лежащий под стерженьками слой экзины толстый, гомогенный. При окрашивании основным фуксином шипы, стерженьки и лежащий под ними слой красятся почти одинаково.

Таким образом, по общей морфологии пыльцевые зерна изученного вида соответствуют таковым из других районов произрастания данного вида, описанным ранее. Небольшие колебания в размерах зерен, шипов и других признаков объясняются, по-видимому, вариабельностью этого широко распространенного вида. Наибольшие расхождения в размерах наблюдаются между пыльцевыми зернами исследованного образца и пыльцевыми зернами, описанными

Авторы	Диаметр пыльцевого зерна	Длина шипов (длинных)	Число пор	Толщина экзины	Толщина сэкзины	Толщина нэкзины
	мкм			мкм		
Saad, 1960	107.5	9.0	Много	8.5	1.5	7.0
Агабабян, 1964	72.8	7.1	»	—	3.9	5.2
Rădulescu, Tarnavschi, 1979	110.0—125.0	9.0—11.0	100—130	8.0—10.0	—	—
Сурова, Велиева (данная работа)	103.4—116.6 (с шипами) 92.4—101.2 (без шипов)	9.8—10.0	70—90	8.3	—	—

Агабабяном (1964). В таблице сведены данные о размерах пыльцевых зерен *Malva sylvestris*, полученные нами и другими исследователями.

Данные СЭМ (рис. 1, *1*, *3*, *4*). На СЭМ исследованы поверхность пыльцевых зерен, структура экзины и поверхность интины. На сколе через экзину пыльцевого зерна видны тонкий шиповатый перфорированный покров, невысокие стерженьки и толстый слой оболочки, лежащий под стерженьками. Многочисленные поры в виде узких цилиндрических каналов пронизывают всю толщу экзины. Диаметр наружной части канала не превышает 3.0 мкм (рис. 1, *1*). Хорошо заметны различия в величине шипов, небольшая приподнятость экзины вокруг основания шипов, ультраямочки и ультрагранулы диаметром 0.01—0.02 мкм (рис. 1, *3*, *4*). Каждый шип покоится на стерженьках, которые в свою очередь опираются на нижележащий слой экзины. Поверхность интины мелкоскладчатая, извилистая (рис. 1, *1*). Видны округлые, слегка выпуклые подапертурные утолщения интины, которые свидетельствуют о правильности и закономерности в расположении пор. Диаметр подапертурных утолщений — онкусов — около 6.5 мкм.

Данные ТЭМ (рис. 2, *1*—*3* — см. вклейку). На микрографиях представлены срезы через спородерму пыльцевого зерна в межапертурной части (рис. 2, *1*, *3*) и в зоне апертуры (рис. 2, *2*). Везде хорошо видны все слои спородермы: экзина, двуслойная интина и трифина. Экзина представлена узкими, невысокими стерженьками со слегка расширенными головками. Длина стерженьков вместе с головками 1.2—1.3 мкм, стерженьки довольно редкие, расстояние между ними 1.0—2.3 мкм. Покров тонкий, 0.2—0.3 мкм толщиной, перфорированный, скульптурный. Диаметр каналов в покрове 0.1—0.2 мкм. Скульптурные элементы двух типов: крупные шипы и мелкие гранулы диаметром 0.01—0.02 мкм (рис. 2, *1*). В основании шипов располагаются стерженьки, которые сливаются в верхней части с телом самого шипа, а в нижней — с толстым слоем экзины такой же электронной плотности, как шипы и стерженьки; толщина этого слоя 3.5—4.0 мкм. Никакой границы между стерженьками и нижележащим слоем не обнаружено, стерженьки непосредственно переходят в него. Экзина пересечена каналами пор, которые сужены в верхней части и расширены книзу (рис. 2, *2*). Трифина представлена гетерогенным веществом, тонким слоем лежащим на поверхности и заполняющим промежутки между стерженьками. Интина двуслойная (рис. 2, *2*, *3*). Внутренняя часть — эуинтина — тонкая, 0.3 мкм толщиной, ровным слоем покрывает протопласт под апертурами, но образует складки в межапертурных участках. Эуинтина относительно электроноплотная, фибриллярная, фибриллы расположены очень плотно. Наружная часть интины — экзинтина — менее электроноплотная, фибриллярная, однако фибриллы менее однородные и расположены значительно более редко и беспорядочно, чем в эуинтине. Экзинтина выстилает и заполняет полости каналов пор. Толщина экзинтины между порами 0.5—0.7 мкм, под порами она значительно утолщается, достигая толщины 1.5—1.7, а в канале поры — 4.0—4.2 мкм.

Обсуждение и выводы

Настоящее исследование показало, что отмечавшаяся ранее граница между стерженьками и нижележащим слоем экзины на самом деле не существует. Основания всех стерженьков, включая те, на которых покоятся шипы, полностью сливаются с лежащим под ними слоем экзины. Однородность структуры и непрерывность между этими элементами экзины были продемонстрированы J. Rowley и B. Prijanto (1977), исследовавшими на ТЭМ спородерму других видов данного семейства. Одинаковая электронная плотность вещества, составляющего покров, шипы, стерженьки и лежащий под ними слой оболочки свидетельствуют об общности их состава и, возможно, об общем происхождении, а следовательно, о принадлежности их к одному и тому же слою экзины, а именно к сэкзине (эктэкзине), которая у изученного вида состоит из тонкого скульптурного покрова, довольно редких относительно коротких и толстых стерженьков и толстого гомогенного подстилающего слоя. Мы не согласны с точкой зрения Алешиной (1978), относившей этот слой к мэкзине (мезэкзине).

Для мэкзины характерны утолщение и расщепление под апертурами (Куприянова, 1956), а также бóльшая электронная плотность по сравнению с эктэкзиной и интиной (Rowley, 1959). В спородерме изученного вида слой с такими свойствами не обнаружен. В равной степени не выявлен и самый глубокий слой, присутствующий на палинограммах в работах большинства авторов в виде узкой неокрашенной полосы, лежащей ниже толстого гомогенного слоя, подстилающего стерженьки. Выявление при исследовании на СМ тонкой светящейся полосы в самой нижней (внутренней) части экзины является результатом рефракции, возникающей на границе двух различных сред — самой экзины и заливочной среды, в данном случае глицерин-желатина. Аналогичное свечение постоянно наблюдается и с наружной стороны экзины, на что впервые обратили внимание и правильно объяснили это явление M. Van Campo с соавторами (1966—1967).

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. К палиноморфологии некоторых родов семейства *Malvaceae*. — Изв. АН АрмССР, 1964, т. 17, № 6, с. 69—79. — *Алешина Л. А.* Семейство *Malvaceae*. — В кн.: *Куприянова Л. А.*, *Алешина Л. А.* Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1978, с. 35—40. — *Куприянова Л. А.* К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 8, с. 1212—1216. — *Смольянинова Л. А.*, *Голубкова В. Ф.* К методике исследования пыльцы. — ДАН СССР, 1950, т. 75, № 1, с. 125—126. — *Chandhuri S. K.*, *Mallik N.* Pollen morphological studies of the order *Malvales*. — Bul. Bot. Soc. Bengal, 1965, vol. 19, N 1, p. 32—36. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. — A New series of plant science books, 1943, vol. 12. 240 p. — *Hanks S.*, *Fryxell P.* Palynological studies of *Gaya* and *Herissantia* (*Malvaceae*). — Amer. J. Bot., 1979, vol. 66, N 5, p. 494—501. — *Rădulescu D.*, *Tarnavschi I.* Contribution à la morphologie du pollen de la famille des *Malvaceae*. — Rev. Roumaine Biolog., ser. Biolog. veget., 1979, vol. 24, N 2, p. 97—108. — *Rowley J.* The fine structure of the pollen wall in the *Commelinaceae*. — Grana palynologica, 1959, vol. 2, N 1, p. 3—31. — *Rowley J.*, *Prijanto B.* Selective destruction of the exine of pollen grains. — Geophytology, 1977, vol. 7, N 1, p. 1—23. — *Saad S.* The sporoderm stratification in the *Malvaceae*. — Pollen et spores, 1962, vol. 2, N 1, p. 13—41. — *Tressens S.* Los granos de pollen de los géneros *Malvastrum* y *Acaulimalva* (*Malvaceae*). — Darwiniana, 1974, vol. 19, N 1, p. 40—64. — *Van Campo M.*, *Bronckers F.*, *Guinet P.* Electron microscopy's contribution to the knowledge of the structure of acetolysed pollen grains (1). Palynological Bul., 1966—1967, vol. 2—3, Suppl., p. 1—21.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VI 1983

УДК 58.006 : 581.524.44 : 582.542.1

Бот. журн., т. 69, № 4

Г. Г. Жиляев

ВЛИЯНИЕ ЗАПОВЕДНОСТИ И ВЫПАСА НА СТРУКТУРУ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В СООБЩЕСТВЕ ОВСЯНИЦЫ ПРИЗЕМИСТОЙ FESTUCETUM SUPINAE

G. G. ZHILYAYEV. THE STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS IN FESTUCETUM SUPINAE COMMUNITY AS AFFECTED BY RESERVATION CONDITIONS AND GRAZING

В альпийском поясе Карпат исследовано сообщество Festucetum supinae в режиме заповедания и умеренного выпаса. В первом случае преобладают ценопопуляции нормального типа, что служит показателем их стабильности и стабильности сообщества в целом. При пастбищном использовании усиливаются процессы вегетативного размножения и инвазии семян из других ценозов. В связи с этим возрастают численность особей и видовое разнообразие. В условиях выпаса увеличивается число нестабильных — инвазионных и инвазионно-регрессивных ценопопуляций, а ценопопуляции *Calamagrostis villosa*, *Hieracium alpinum*, *Juncus trifidus* выпадают из состава сообщества. Ценопопуляция доминанта обнаруживает высокую степень устойчивости, не изменяя своих параметров на выпасаемом участке. Делается вывод, что умеренный выпас, способствуя увеличению видового разнообразия сообщества и численности особей, вызывает дестабилизацию и регресс ряда недоминирующих ценопопуляций.

Популяционный анализ растительных сообществ, который был предложен Т. А. Работновым (1945, 1950а), позволяет прогнозировать развитие и трансформацию естественных ценозов, находящихся под антропогенным воздействием, решать задачи, направленные на оптимизацию биогеоценотического покрова. В этом направлении наметились два подхода. Первый заключается в исследовании главных параметров ценопопуляций отдельных видов, доминантов или типичных жизненных форм (Работнов, 1950б, 1960, 1962, 1975; Воронцова, 1967; Жукова, 1972; Егорова, 1973) и позволяет оценить реакции отдельных компонентов, но не создает представления о функционировании ценозов как сложных биологических систем. Второй состоит в изучении важнейших характеристик всех популяций автотрофного блока сообщества, что обеспечивает анализ систем более высоких уровней организации, чем популяционный, и рассматривает фитоценоз как систему ценопопуляций во времени и пространстве (Смирнова, 1980; Малиновский и др., 1982).

Мы ставили цель проследить изменения возрастной структуры, численности особей, типа и состава популяций автотрофного блока сообщества овсяницы приземистой Festucetum supinae при переходе от заповедного к пастбищному режиму использования и связанные с этим изменения в организации ценоза в целом.

Сообщество Festucetum supinae — одно из наиболее распространенных в альпийском поясе Карпат. Анализировали два участка: заповедный и пастбищный, расположенных на северном макросклоне Черногорского хребта в пределах высот 1800—1850 м над ур. м. Учет проводили на трансектах, разбитых поперек склона. Площадь каждого трансекта составляла 25 м^2, а число учетных площадок — 100 шт (Работнов, 1960; Малиновский, Работнов, 1974). При определении возрастной структуры использована классификация возрастных состояний по Работнову (1950в) и индексация по А. А. Уранову (1973). Выделяли возрастные группы: всходы (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (g_1), зрелые генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (*ss*), сенильные (*s*) особи. Типы ценопопуляций устанавливали согласно классификации Работнова (1950а) с дополнениями Л. П. Рысина и Т. Н. Казанцевой (1975). Учитывая высокую сезонную динамику численности в группе подроста (*p*, *j*, *im*), полночленность ценопопуляций определяли по полноте набора взрослой возрастной фракции. Под «особью» в нашей работе понимали фитоценотическую единицу учета, которая в зависимости от жизненной формы растений и этапа онтогенетического развития может не совпадать с понятием «особи» как морфологически и физиологически целостной единицы. Использовали разработанные принципы выделения фитоценотических единиц в популяционном анализе (Смирнова, 1976; Смирнова и др., 1976).

Исследованиями установлено, что в режиме заповедания ценопопуляции травянистых многолетников отличаются устойчивостью возрастной структуры, не зависимой от заноса зачатков из других сообществ и колебаний метеорологических условий за весь период наблюдений (1975—1982 гг.). Это позволяет отнести их к ценопопуляциям нормального типа. Максимум в возрастных спектрах десяти ценопопуляций приходится на виргинильную группу, одиннадцатой (*Juncus trifidus*) — на молодую генеративную (табл. 1). Таким образом, большинство ценопопуляций, по А. А. Уранову и О. В. Смирновой (1969), являются молодыми нормальными. Лишь ценопопуляция *Soldanella hungarica* характеризуется тем, что максимум приходится на группу старых генеративных особей и квалифицируется она как нормальная стареющая. Эколого-фитоценотические условия альпийского пояса отражаются на онтогенезе видов, вызывая облигатную неполночленность ценопопуляций *Calamagrostis villosa*, *Helictotrichon versicolor*, *Homogyne alpina*, *Ligusticum mutellina*, *Potentilla aurea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Лишь ценопопуляции *Juncus trifidus*, *Soldanella hungarica*, *Hieracium alpinum*, *Festuca supina*, *Luzula luzuloides* полночленные (табл. 1). Сообщество Festucetum supinae в условиях альпийского пояса Карпат рассматривается как климаксовое (Малиновский, 1980) и отличается стабильностью своих параметров, в том числе и возрастной структуры ценопопуляций. Можно предполагать, что преобладание виргинильных особей вызывается в данном случае не движением «малой волны возобновления» (Смирнова, Заугольнова, Жукова, 1976), а характером онтогенеза (интенсивным вегетативным размножением, неомоложенным потомством виргинильных особей, омоложенным и глубоко омоложенным потомством генеративных особей, продолжительностью виргинильной стадии). Неполночленность возрастных спектров обусловлена упрощением онтогенеза, при котором особи не проходят последовательно всех его стадий, а пропускают одну или несколько из них. Подобный онтогенез характерен для видов, находящихся в экстремальных условиях (Жиляев, 1981). Пополнение генеративно возникшим потомством весьма ограничено и связано с низкой приживаемостью подроста. Семенная же продуктивность и урожай семян большинства компонентов автотрофного блока Festucetum supinae достаточно высоки и устойчивы (Малиновский, 1959, 1980; Вайнагий, 1965). Это позволяет сделать вывод, что главным способом самоподдержания ценопопуляций является вегетативное размножение. Предыдущими исследованиями установлено, что в альпийских сообществах Карпат преобладают виды, способные к вегетативному размножению уже на ранних этапах большого жизненного цикла (Жиляев, 1977, 1979, 1981). Это позволяет увеличивать численность и биомассу ценопопуляций, а следовательно, и их устойчивость в ценозе. Интересно, что именно у таких типично высокогорных видов, как *Hieracium alpinum*, *Juncus trifidus*, *Festuca supina*, *Luzula luzuloides*, *Soldanella hungarica*, онтогенез включает последовательно все возрастные состояния, поэтому возрастные спектры их ценопопуляций полночленные и указывают на высокую приспособленность к экстремальным условиям. Тем не менее семенное размножение установлено только у двух из них — *Soldanella hungarica* и *Juncus trifidus*. У этих же видов максимум в возрастных спектрах ценопопуляций приходится на генеративную группу (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Численность и возрастной состав ценопопуляций сообщества Festucetum supinae в заповедном режиме (средние данные за 1975—1982 гг.)

Вид	Численность особей, шт/м^2	Возрастной состав, %					
		v	g_1	g_2	g_3	ss	s
Calamagrostis villosa (Chaix) J. F. Gmel.	24.3	31.5	—	—	—	12.9	5.6
Festuca supina Schur	1516.6	81.3	1.1	2.4	2.3	10.2	2.7
Helictotrichon versicolor (Vill.) Pilg.	43.4	92.2	0.2	0.5	—	6.2	0.9
Hieracium alpinum L.	380.4	75.2	5.7	8.8	4.9	3.8	1.6
Homogyne alpina (L.) Cass.	84.9	93.5	—	0.7	2.0	2.9	0.9
Juncus trifidus L.	27.7	1.8	42.2	26.9	22.7	4.6	1.8
Ligusticum mutellina (L.) Crantz	6.7	91.0	—	6.0	—	3.0	—
Luzula luzuloides (Lam.) Dandy et Wilmott	15.7	79.6	1.9	3.8	2.5	6.4	5.8
Potentilla aurea L.	6.9	95.7	—	—	—	2.9	1.4
Soldanella hungarica Simonk.	6.4	15.6	10.2	25.0	36.7	9.4	3.1
Vaccinium myrtillus L.	133.0	67.1	—	—	—	23.7	9.2
V. vitis-idaea L.	25.1	76.9	—	—	—	16.7	6.4

Численность особей в ценопопуляциях колеблется в пределах от 6.4 (*Soldanella hungarica*) до 1516.6 шт/м^2 (*Festuca supina*). Суммарная численность особей автотрофного блока на заповедном участке составляет 2283.0 шт/м^2. Из этого числа на доминирующий вид приходится 66.4%, субдоминанты: *Hieracium alpinum* — 16.7, *Vaccinium myrtillus* — 5.8. Значительная численность этих видов вызвана их высокой вегетативной репродуктивностью.

Анализ сообщества Festucetum supinae на выпасаемом участке показал резкое увеличение числа пасторальных видов и численности особей ценопопуляций (табл. 2). Проникновение в ценоз новых видов связано со случайными, эпизодическими инвазиями семян сельскохозяйственными животными. В первую очередь это относится к ценопопуляциям с низкой плотностью особей и ограниченным набором возрастных групп: *Anthoxanthum alpinum*, *Gentiana acaulis*, *G. punctata*, *Leontodon croceus*, *Vaccinium uliginosum*. Их положение следует оценивать как неустойчивое, зависящее от численности особей этих видов в других ценозах и интенсивности переноса семенного материала из них.

Все они относятся к ценопопуляциям инвазионного типа. Наряду с последними в составе сообщества присутствуют ценопопуляции, состоящие из виргинильных и субсенильных особей. Подобная структура указывает, что занос семян этих видов из других ценозов имеет периодический характер, хотя очередные инвазии могут происходить более чем через 20 лет (Жиляев, 1981). Ценопопуляции таких видов — неустойчивые, зависимые и отнесены нами к инвазионно-регрессивным. Возрастная структура этого типа установлена у *Anemonoides nemorosa* и *Gentiana laciniata.* По возрастной структуре ценопопуляции *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* также относятся к инвазионно-регрессивному типу. Но в данном случае ограниченный набор возрастных групп связан не с периодической инвазией семян, а с характером онтогенеза этих видов — интенсивным вегетативным размножением виргинильных особей и переходом части из них непосредственно в субсенильную группу, минуя промежуточные возрастные состояния. Возрастная структура таких ценопопуляций практически не изменяется в заповедном и пастбищном режимах. Устойчивость возрастной структуры позволяет отнести ценопопуляции этих видов к псевдорегрессивным (ложностареющим, по: Уранов, Смирнова, 1969). В отличие от вышеупомянутых видов возрастной состав ценопопуляции *Soldanella hungarica* изменяется в сторону омоложения. Максимум в спектре возрастных состояний у этого вида на выпасаемом участке приходится на виргинильную группу. Полученный вариант возрастного спектра выходит за рамки установленных ранее для *S. hungarica* базовых спектров (Жиляев, 1981).

ТАБЛИЦА 2

Численность и возрастной состав ценопопуляций сообщества Festucetum supinae в режиме выпаса (средние данные за 1975—1982 гг.)

Вид	Численность особей, шт/м²	Возрастной состав, %					
		v	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*
Agrostis tenuis Sibth.	21.6	46.0	3.6	17.9	3.6	25.0	—
Anemonoides nemorosa (L.) Holub	3.2	75.0	—	—	—	25.0	—
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve	4.0	100.0	—	—	—	—	—
Carex sempervirens Vill.	33.6	69.0	2.4	7.1	2.4	14.3	4.8
Festuca picta Kit.	156.8	77.0	0.5	2.0	0.5	15.3	0.5
F. supina Schur	1507.2	69.2	3.8	5.2	2.9	12.5	6.4
Gentiana acaulis L.	7.2	100.0	—	—	—	—	—
G. laciniata Kit. ex Kanitz	59.2	89.2	1.4	—	—	9.5	—
G. punctata L.	3.2	100.0	—	—	—	—	—
Helictotrichon versicolor (Vill.) Pilg.	127.2	91.3	0.7	0.2	0.7	6.7	4.7
Homogyne alpina (L.) Cass.	66.4	73.5	1.2	1.2	1.2	19.3	3.6
Hypericum alpigenum Kit.	52.0	83.1	3.1	1.5	1.5	9.2	1.5
Leontodon croceus Haenke	1.2	92.3	7.7	—	—	—	—
Ligusticum mutellina (L.) Crantz	384.0	90.0	0.2	0.6	0.2	5.8	3.1
Luzula luzuloides (Lam.) Dandy et Wilmott	10.0	37.5	12.5	12.5	12.5	12.5	12.5
Potentilla aurea L.	100.8	72.2	4.8	7.1	0.8	13.5	1.6
Soldanella hungarica Simonk.	146.4	77.0	2.2	6.6	6.0	7.7	0.5
Vaccinium myrtillus L.	333.6	65.7	—	—	—	23.5	10.8
V. uliginosum L.	1.2	100.0	—	—	—	—	—
V. vitis-idaea L.	368.0	83.5	—	—	—	14.0	2.5

Наряду с инвазией ряда видов введение пастбищной нагрузки вызывает выпадение из состава ценоза субдоминанта — *Hieracium alpinum*, а также ценопопуляций Calamagrostis villosa и Juncus trifidus. Увеличение содержания генеративных особей в возрастных спектрах большинства ценопопуляций в таких условиях не усиливает семенного размножения. Это связано с отчуждением большей части генеративных побегов (до 97%) при выпасе и переходом 40—80% генеративных особей в состояние временно нецветущих. Главная причина роста численности особей — вегетативное размножение, интенсивность[1] которого увеличивается в среднем у *Helictotrichon versicolor* — в 2.7, у *Ligusticum mutellina* — в 15.3, у *Potentilla aurea* — в 8.9, у *Soldanella hungarica* — в 12.0, у *Vaccinium myrtillus* — в 1.9, у *V. vitis-idaea* — в 3.2 раза. Следует отметить, что численность особей возрастает не у всех видов. Так, в ценопопуляциях Homogyne alpina, Luzula luzuloides проявляется обратная реакция.

---

[1] Интенсивность вегетативного размножения учитывалась подсчетом вегатативного потомства материнских особей, фиксированных на трансекте.

Суммарная численность особей сообщества Festucetum supinae в режиме пастбищной нагрузки увеличивается на 44% и составляет 3286, в заповедном — 2283 шт/м^2. Численность особей общих видов увеличивается на выпасаемом участке на 60%, составляя 2943 шт/м^2 (на заповедном — 1830 шт/м^2). Наряду с ростом численности средний вес особей описанных выше видов на выпасаемом участке снижается в 1.2—2.9 раза. Эта реакция может рассматриваться как механизм регуляции и стабилизации на популяционном уровне, когда уменьшение минимального фитогенного поля особей (Уранов, 1965), связанное с уменьшением их размеров, компенсируется увеличением общей численности. Неспособность некоторых видов к подобной регуляции, вероятно, является главной причиной их выпадения из состава выпасаемого ценоза. Это в свою очередь вызывает ослабление напряженности фитогенного поля сообщества, что создает предпосылки для внедрения и закрепления новых видов. Описанный процесс можно рассматривать как механизм регуляции и стабилизации на ценотическом уровне.

Установлено, что ценопопуляция *Festuca supina* — доминанта сообщества — характеризуется высокой степенью устойчивости и не изменяет своих параметров на выпасаемом участке.

Проведенные исследования показали, что введение пастбищной нагрузки вызывает выпадение из состава сообщества видов, не способных в таких условиях к интенсивному вегетативному или семенному размножению. Наряду с этим происходят процесс внедрения новых видов, рост общей численности особей и заселенности единицы пространства сообщества, увеличивающих общую напряженность фитогенного поля, снижение веса особей, возрастание числа зависимых — инвазионных и инвазионно-регрессивных — ценопопуляций и снижение устойчивости фитоценоза в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Вайнагий И. В. Генеративное размножение некоторых кормовых злаков в Украинских Карпатах. — В кн.: Пробл. бот., 1965, вып. 7, с. 71—87. — *Воронцова Л. И.* Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий. — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука. 1967, с. 132—154. — *Егорова В. Н.* Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр популяций ежи сборной на окских лугах. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1973, т. 78, вып. 6, с. 76—89. — *Жиляев Г. Г.* Анализ популяций белоуса торчащего (*Nardus stricta* L.) в первичных и вторичных экосистемах Черногоры. — В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наук. думка, 1977, с. 150—152 — *Жиляев Г. Г.* Возрастная структура ценопопуляций травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры. — В кн.: Материалы VI конф. молодых ученых-ботаников Украины. Киев: Наук. думка, 1979, с. 38—39. — *Жиляев Г. Г.* Ценопопуляции травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1981. 26 с. — *Жукова Л. А* Возрастной состав популяций луговика дернистого на северодвинских лугах. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки. 1972, № 10, с. 59—65. — *Малиновский К. А.* Біловусові пасовища субальпійського пояса Українських Карпат. Київ: Вид-во АН УРСР, 1959. 204 с. — *Малиновский К. А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1980. 278 с. — *Малиновский К. А., Работнов Т. А.* Изучение луговых биогеоценозов. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974, с. 318—331. — *Малиновский К. А., Царик И. В., Кобив Ю. И.* Структура популяций автотрофного блока биогеоценоза щавеля альпийского. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 3, с. 84—93. — *Работнов Т. А.* Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. — Бот. журн., 1945, т. 30, № 4, с. 167—177. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Пробл. бот., 1950а, вып. 1, с. 465—483. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1950б, т. 55, вып. 2, с. 43—47. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. инст. АН СССР, 1950в, сер. 3, вып. 6, с. 7—204. — *Работнов Т. А.* Некоторые данные по экспериментальному изучению сингенеза на лугах. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 69, вып. 3, с. 63—75. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. — В кн.: Пробл. бот., 1962, вып. 6, с. 70—79. — *Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций в целях изучения «стратегии жизни» видов растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 2, с. 5—17. — *Рысин Л. П., Казанцева Т. Н.* Опыт популяционного анализа лесных сообществ. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 199—209. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф. — В кн. Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 72—80. — *Смирнова О. В.* Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов европейской части СССР. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 5, с. 53—67. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А.* Введение. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 5—12. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 14—43. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники. М.: Л.; Наука, 1965, т. 1, с. 251—254. — *Уранов А. А.* Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. — Тез. докл. V съезда ВБО. Киев: Наук. думка, 1973, с. 217—219. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты популяций многолетних растений. — Бюл. МОИП, 1969, отд. биол., т. 74, вып. 1, с. 119—134.

Львовское отделение
Института ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР.

Получено 7 XII 1982.

УДК (576.3+005) 57 : 582.5/.9 (479)

Бот. журн., т. 69, № 4

А. Ю. Магулаев

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

A. YU. MAGULAEV. CYTOTAXONOMIC STUDY IN SOME FLOWERING PLANTS OF THE NORTH CAUCASUS

Сообщаются числа хромосом 84 видов растений из разных районов Северного Кавказа, из них у 16 видов 2n определено впервые, а для 13 видов установлены новые числа хромосом.

Материал собран автором (в иных случаях указан коллектор) в природных условиях. Число хромосом устанавливали на временных давленых препаратах корешков по методике, описанной ранее (Магулаев, 1974). Полученные сведения о числах хромосом сведены в таблицу, где растения расположены в алфавитном порядке семейств, к которым они относятся.

Для большинства видов приведенные данные подтверждают ранее известные числа хромосом, полученные при анализе популяций из других районов (ХЧЦР, 1969).[1]

Впервые определены числа хромосом у 16 видов. При этом у *Carpinus caucasica* [2] установлено 2n=64. Все ранее изученные виды этого рода являются диплоидными и имеют 2n=16, за исключением *C. betulus*, в пределах которого наряду с диплоидными формами обнаружены тетра- и октоплоидные растения с 2n=32, 64 (ХЧЦР, 1969).

Подсчет числа хромосом *Alyssum obtusifolium* (2n=32) и *A. trichostachyum* (2n=16) показал, что у них, как и у других видов рода *Alyssum* L., числа хромосом кратны 8 (ХЧЦР, 1969; Contandriopoulos, Afzal-Rafii, 1973).

Установленные у *Crambe koktebelica* 2n=30, *Hesperis voronovii* 2n=28, *Matthiola caspica* 2n=12, *M. daghestanica* 2n=12, *Symphyandra pendula* 2n=34, *Marrubium leonuroides* 2n=34, *Phlomis pungens* 2n=20, *Digitalis ciliata* 2n=56, *Pedicularis sibthorpii* 2n=16, *Linum alexeenkoanum* 2n=27, 36 числа хромосом характерны для соответствующих родов (ХЧЦР, 1969).

---

[1] В список литературы включены работы, в которых числа хромосом сообщаются впервые или эти данные не совпадают с приведенными в справочнике «Хромосомные числа цветковых растений» (1969); в иных случаях дается ссылка на эту книгу в форме: ХЧЦР, 1969.

[2] Названия растений приводятся по «Флоре СССР» с учетом более поздних номенклатурных изменений (Черепанов, 1973, 1981).

Вид	2n	Место, дата сбора
Apiaceae		
Eryngium campestre L.	14	Ставр.; окр. с. Надежда, 24 IX 1977 (№ 77-253)
Berberidaceae		
Berberis vulgaris L.	28	Ставр.: Тебердинское ущелье, в 2 км выше с. Нижняя Теберда, 16 IX 1977 (№ 77-226)
Betulaceae		
Alnus incana (L.) Moench	28	Ставр.: левый берег р. Теберды в районе с. Верхняя Теберда, 26 X 1977 (№ 77-342)
Carpinus caucasica Grossh.*	64	Ставр.: окр. г. Ставрополя (Мамайский лес), 27 III 1977
Brassicaceae		
Alyssum obtusifolium Stev. ex DC.*	32	Ставр.: окр. Сенгилеевского водохранилища, 15 VI 1977 (№ 77-51)
A. tortuosum Waldst. et Kit. ex Willd.	16	Ставр.: с. Бешпагир, 9 VIII 1978; Прикалаусские высоты в 10 км западнее с. Александровское, 25 VI 1976 (№ 76-254)
A. trichostachyum Rupr.*	16	Красн.: окр. оз. Псенодах, 1 IX 1976 (сборы А. Д. Михеева); гора Оштен, 19 VII 1979 (№ 79-569); пос. Каменномостский, 16 VII 1979
Camelina microcarpa Andrz.	32 40	Ставр.: с. Надежда, 24 IX 1977; г. Минеральные Воды, 9 VII 1977 (№ 77-72)
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	16	Ставр.: Домбай, 9 VIII 1977; г. Минеральные Воды, 9 VII 1977; Каб.-Балк.: пос. Эльбрус, 10 VII 1977
	32	Красн.: плато Лагонаки, приют Цице, 18 VIII 1979; Ставр.: г. Ставрополь, 17 V 1977 (№ 77-24); г. Ессентуки, 20 VI 1978; Чеч.-Инг.; окр. г. Грозного, 14 VII 1974
Cardamine impatiens L.	16	Ставр.: Тебердинский заповедник, Домбай, 15 IX 1977 (№ 77-23)
Cardaria draba (L.) Desv.	64	Красн.: г. Темрюк, 22 VII 1979; Ставр.: г. Ставрополь, 25 VI 1977 (№ 77-87); пос. Мичуринский, 23 VI 1978; с. Курсавка, 29 VII 1974; Чеч.-Инг.: г. Грозный, 20 VI 1974; Будары, 11 VII 1974; Даг.: г. Хасавъюрт, 8 IX 1974; г. Избербаш, 14 VIII 1974
Crambe koktebelica (Junge) N. Busch *	30	Ставр.: окр. с. Александровского, 25 VIII 1978 (сборы А. Д. Михеева)
Diplotaxis tenuifolia (L.) DC.	22	Красн.: г. Темрюк, 23 VII 1979 (№ 79-800)
Erysimum diffusum Ehrh.	32	Ставр.: с. Бешпагир, 9 VIII 1978 (№ 78-513)
Hesperis matronalis L.	14	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 9 VIII 1978 (№ 78-540); Чеч.-Инг.; пойменный лес по р. Сунже в окр. ст. Новопавловской, 6 IX 1978 (сборы М. У. Умарова)
H. voronovii N. Busch *	28	Ставр.: Тебердинский заповедник, левый берег р. Аманауз, 15 IX 1977 (№ 77-205); хр. Мусса-Ачитара, 14 VII 1979
Lepidium perfoliatum L.	16	Чеч.-Инг.; г. Грозный, 21 VII 1978 (сборы М. У. Умарова)
L. ruderale L.	16	Ставр.: г. Новоалександровск, 16 VII 1978 (№ 78-509); ст. Ессентукская, 20 VI 1978; Чеч.-Инг.; г. Грозный, 29 VI 1974
	32	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 25 VI 1977 (№ 77-86); г. Минеральные Воды, 9 VII 1977

Вид	2n	Место, дата сбора
Matthiola caspica (N. Busch) Grossh.*	12	Ставр.: левый берег р. Кубани в 3 км севернее ст. Красногорской, 5 IX 1976; западные склоны Сычевых гор в районе ст. Беломечетской, 9 IX 1976 (№ 76-279); Каб.-Балк.; с. Былым, 1 VIII 1974; Даг.: окр. Чиркейского водохранилища, 8 VIII 1981; с. Талги, 3 VIII 1981 (№ 81-130)
M. daghestanica (Conti) N. Busch *	12	Даг.: с. Муни, 10 VIII 1974 (№ 74-396)
M. odoratissima (Bieb.) R. Br.	12	Красн.: пос. Архипо-Осиповка, 21 IX 1981 (№ 81—132); Даг.: с. Тлох, 10 VIII 1974
Microthlaspi perfoliatum (L.) F. K. Mey.	14 42	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 5 VI 1977 (№ 77-35)
Rorippa austriaca (Crantz) Bess.	16	Ставр.: г. Ставрополь, 27 VII 1979 (№ 77-89)
Syrenia montana (Pall,) Klok.*	16	Ставр.: хутор Извещательный, 21 VIII 1980; г. Светлоград, 23 VIII 1980; с. Бешпагир, 9 VIII 1978 (№ 78-512)
Thlaspi arvense L.	14	Красн.: хутор Садовый, 24 VII 1979; пос. Каменномостский, 16 VII 1979; Ставр.: г. Ставрополь, 5 VI 1977 (№ 77-29); с. Курсавка, 20 VI 1978; г. Минеральные Воды, 9 VIII 1977; Каб.-Балк.: г. Нальчик, 8 VII 1977
Campanulaceae		
Campanula ochroleuca Kem.-Nath.	34	Красн.: Скалистый хребет, окр. пос. Каменномостского, 5 IX 1978 (сборы А. Д. Михеева)
Gadellia lactiflora (Bieb.) Schulkina	34	Ставр.: Тебердинский заповедник, Домбай, 15 IX 1977 (№ 77-223)
Symphyandra pendula (Bieb.) DC.*	34	Красн.: окр. пос. Каменномостского, 5 IX 1978 (сборы А. Д. Михеева)
Caprifoliaceae		
Viburnum lantana L.	18	Ставр.: с. Александровское, 1 VIII 1975 (№ 75-344)
Chenopodiaceae		
Chenopodium album L.	36	Ставр.: с. Верхняя Теберда, 16 IX 1977 (№ 77-191)
Cistaceae		
Helianthemum nummularium (L.) Mill.	20	Даг.: Араканский перевал, 13 VIII 1981
Convolvulaceae		
Convolvulus cantabrica L.	22	Красн.: пос. Каменномостский, 16 VI 1979 (№ 79-560); в 10 км западнее г. Лабинска, 15 VII 1979
C. fischeranus V. Petrov *	44	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 24 IX 1977 (№ 77-260)
C. lineatus L.	30	Даг.: окр. Чиркейского водохранилища, 9 VIII 1981 (№ 81-145); с. Каракадани, 14 VIII 1981
Cucurbitaceae		
Bryonia alba L.	20	Ставр.: г. Ставрополь, 21 IX 1977; г. Пятигорск, 13 IX 1977; Каб.-Балк.: с. Верхняя Балкария, 11 VIII 1976 (№ 76-290); Сев.-Осет.: с. Биз, 6 VIII 1974
B. dioica Jacq.	20	Ставр.: правый берег р. Кубани в 3 км севернее ст. Красногорской, 5 IX 1976 (№ 76-277)
Dipsacaceae		
Scabiosa olgae Albov	18	Красн.: с. Ольгинское, 26 VI 1976 (№ 76-543)

Продолжение

Вид	2n	Место, дата сбора
Ericaceae		
Rhododendron caucasicum Pall.	26	Ставр.: Тебердинское ущелье, верховья р. Гидам, 14 IX 1980 (№ 80-130)
Gentianaceae		
Centaurium pulchellum (Sw.) Druce	14	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 5 VI 1977 (№ 77-34)
Lamiaceae		
Betonica officinalis L.	16	Ставр.: окр. хутора Извещательного, 21 VIII 1980 (№ 80-116)
Dracocephalum austriacum L.	14	Ставр.: Скалистый хребет, гора Джангура, 8 IX 1976; гора Развалка, 5 VIII 1974
Marrubium leonuroides Desr.*	34	Ставр.: окр. с. Верхняя Теберда, 20 VIII 1979
M. peregrinum L.	34	Ставр.: хутор Извещательный, 21 VIII 1980 (№ 80-139); ст. Темнолесская, 18 VIII 1979; Сев.-Осет.: с. Нижний Малгобек, 6 IX 1978
Mentha pulegium L.	20	Красн.: пос. Архипо-Осиповка, 4 IX 1981 (№ 81-125)
Origanum vulgare L.	28	Чеч.-Инг.; с. Харачой, 20 IX 1974
Phlomis pungens Willd. *	20	Ставр.: с. Надежда, 24 IX 1977 (№ 77-269); ст. Темнолесская, 28 VIII 1979; Сев.-Осет.: г. Моздок, 7 IX 1978; с. Раздольное, 6 IX 1978
Sideritis taurica Steph.	16	Красн.: пос. Архипо-Осиповка, 4 IX 1981 (№ 81-747)
Linaceae		
Linum alexeenkoanum E. Wulf *	27 36	Ставр.: окр. Сенгилеевского водохранилища, 3 VIII 1977 (№ 77-103)
	36	Даг.: правый берег р. Сулак в районе Чиркейского водохранилища, 8 VIII 1981
L. austriacum L.	18	Ставр.: хутор Извещательный, 21 VIII 1980; Сев.-Осет., г. Моздок, 6 IX 1978; Чеч.-Инг.: г. Грозный, 7 VII 1974 (№ 74-108); Даг.: с. Ботлих, 10 VIII 1974; слияние Аварского Койсу с Кара-Койсу, 11 VIII 1974; окр. бархана Сарыкум, 8 IX 1978
L. bienne Mill.	18	Ставр.: пос. Мичуринский, 23 VII 1978; гора Машук, 13 IX 1977 (№ 77-193); Чеч.-Инг.: урочище Будары, 11 VII 1974
L. nervosum Waldst. et Kit.	18	Ставр.: Тебердинское ущелье, левый берег р. Гидам, 14 IX 1980 (№ 80-81); окр. г. Светлограда, 23 VIII 1980
L. tenuifolium L.	18	Даг.: окр. пос. Дубки, 8 VIII 1981 (№ 81-123)
Onagraceae		
Chamerion angustifolium (L.) Holub	36	Ставр.: Тебердинский заповедник, хребет Мусса-Ачитара, 15 IX 1977
Oenothera biennis L.	14	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 7 VIII 1978 (№ 78-505)
Papaveraceae		
Chelidonium majus L.	12	Ставр.: г. Ставрополь, 10 IX 1978 (№ 78-502); с. Верхняя Теберда, 12 VIII 1977
Poaceae		
Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv.	28	Ставр.: с. Надежда, 24 IX 1977 (№ 77-255); хутор Извещательный, 27 VIII 1980; Даг.: с. Чонтаул, 6 VIII 1981; окр. Чиркейского водохранилища, 8 VIII 1981; с. Талги, 3 VIII 1981

Продолжение

Вид	2n	Место, дата сбора
Agropyron pectinatum var. *imbricatum* (Roem. et Schult.) Tzvel.	14	Красн.: пос. Архипо-Осиповка, 4 IX 1981; Даг.: с. Талги, 16 VIII 1981
	28	Ставр.: окр. хутора Извещательного, 27 VIII 1980 (№ 80-91)
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve	10	Ставр.: Тебердинский заповедник, хребет Мусса-Ачитара, 14 VIII 1979 (№ 74-342)
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	56	Ставр.: окр. г. Светлограда, 23 VIII 1980 (№ 80-88)
Eragrostis minor Host	30	Красн.: пос. Каменномостский, 5 VII 1978 (сборы А. Д. Михеева)
Phalaris canariensis L.	12	Ставр.: г. Невинномысск, 13 IX 1977 (№ 77-184)
Phleum alpinum L.	14	Красн.: бассейн р. Белой, приют Лагонаки, 17 VII 1979 (№ 79-517)
Ph. nodosum L.	14	Красн.: г. Темрюк, 23 VII 1979 (№ 79-506)
Ph. paniculatum Huds.	28	Даг.: левый берег р. Сулак в 3 км ниже с. Чонтаул, 6 VIII 1981; окр. Чиркейского водохранилища, 8 VIII 1981; с. Талги, 3 VIII 1981 (№ 81-117)
Ph. phleoides (L.) Karst.	14	Ставр..: хутор Извещательный, 21 VIII 1980; с. Кармалиновка, 6 VIII 1978; с. Бешпагир, 9 VIII 1978 (№ 78-529); Даг.: пос. Дубки, 9 VIII 1981; с. Аркас, 13 VIII 1981
Psathyrostachys daghestanica (Alexeenko) Nevski *	28	Даг.: правый берег р. Сулак в районе Чиркейской ГЭС, 8 VIII 1981 (№ 81-113)
Stipa lessingiana Trin. et Rupr.	44	Красн.: пос. Псебай. 7 VI 1981; Ставр.: хутор Извещательный, 27 VII 1974 (№ 74-87)
Taeniatherum asperum (Simonk.) Nevski	14	Красн.: г. Темрюк, 23 VII 1979; ст. Гладковская, 24 VII 1979; с. Павловское, 24 VII 1979 (№ 79-514)
Tragus racemosus (L.) All.	40	Даг.: по дороге между селами Сергокала и Каякентом, 12 VIII 1974
Primulaceae		
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.	20	Даг.: Араканский перевал, 13 VIII 1981 (№ 81-140)
Ranunculaceae		
Anemone ranunculoides L.	32	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 23 VI 1979 (№ 79-2)
Consolida paniculata (Host) Schur	16	Красн.: ст. Гладковская, 24 VII 1979 (№ 78-535); Ставр.: г. Ставрополь, 22 VII 1981; ст. Темнолесская, 23 VIII 1978
Nigella arvensis L.	12	Сев.-Осет.: г Моздок, 6 IX 1978 (№ 78-296)
Pulsatilla violacea Rupr.	16	Красн.: гора Оштен, 19 VII 1979 (№ 79-265); приют Лагонаки, 17 VII 1979; Каб.-Балк.: гора Чегет (Приэльбрусье), 3 VIII 1974; с. Верхняя Балкария, 11 VIII 1976
Thalictrum foetidum L.	14	Даг.: Гимринский хребет, гора Исмаилтау, 11 VIII 1981 (№ 81-154)
Th. minus L.	14	Даг.: Гимринский хребет, гора Исмаилтау, 11 VIII 1981 (№ 81-155)
	42	Сев.-Осет.: г. Моздок, 6 IX 1978
Scrophulariaceae		
Chaenorhinum minus (L.) Lange	12	Ставр.: левый берег р. Малый Зеленчук, окр. с. Эльбурган, 26 VI 1979 (№ 79-809)
Digitalis ciliata Trautv. *	56	Ставр.: Тебердинское ущелье, левый берег р. Гидам, 14 IX 1980 (№ 80-128)

Вид	2n	Место, дата сбора
Pedicularis sibthorpii Boiss.*	16	Красн.: в 3 км выше пос. Каменномостского по правому берегу р. Белой, 16 VII 1979
Veronica gentianoides Vahl	56	Красн.: приют Лагонаки, 17 VII 1979 (№ 79-554)
V. spicata L.	56	Ставр.: с. Надежда, 24 IX 1977 (№ 77-254)
Solanaceae		
Solanum luteum Mill.	24	Каб.-Балк.: г. Тырныауз, 19 IX 1976 (№ 76-281).
S. nigrum L.	60	Ставр.: с. Верхняя Теберда, 23 VIII 1977; Чеч.-Инг.; г. Грозный, 27 IX 1974
Vacciniaceae		
Vaccinium myrtillus L.	24	Ставр.: Тебердинское ущелье, верховья р. Гидам, 14 IX 1980 (№ 80-132)
Violaceae		
Viola arvensis Murr.	34	Ставр.: г. Ставрополь, 5 VI 1977 (№ 77-32)

Примечание. Нами приняты следующие сокращения: Даг. — Дагестанская АССР, Каб.-Балк.— Кабардино-Балкарская АССР, Красн. — Краснодарский край, Сев.-Осет.—Северо-Осетинская АССР, Ставр. — Ставропольский край, Чеч.-Инг. —Чечено-Ингушская АССР. Звездочкой отмечены виды, числа хромосом которых определены впервые. В скобках — номера гербарных листов кариологически изученных экземпляров, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (согласно этикетке).

В пределах рода *Syrenia* Andrz. ранее число хромосом (2n=14, 32) было определено у *S. cana* (Pill. et Mitt.) Neilr. из Словакии (Murin, 1978; Ferákova, Murin, 1979). Изученный нами вид *S. montana* имеет 2n=16. У *Psathyrostachys daghestanica* число хромосом 2n=28, т. е. x=7, как и в ближайшем роде *Hordeum* L.

Convolvulus fischeranus одними исследователями признается реальным видом, другими — синонимом *C. arvensis* (Черепанов, 1981), хотя они имеют разные числа хромосом. Так, у *C. arvensis* 2n=48, 50 (ХЧЦР, 1969), а у *C. fischeranus* нами установлено 2n=44. Специальные исследования популяций *C. arvensis* из Франции и Испании показали, что в норме этот вид характеризует 2n=48, особи же с 2n=46, 50 появились, по-видимому, вследствие обработки полей гербицидами (Garcia-Baudin, Darmency, 1979). Эти данные свидетельствуют о видовой самостоятельности *C. fischeranus*.

Новые значения чисел хромосом получены для 13 видов. Так, по литературным сведениям, у *Camelina microcarpa* 2n=16, 40 (ХЧЦР, 1969) и, по-видимому, x=8. В наших исследованиях наряду с пентаплоидами (2n=40) обнаружены и тетраплоидные особи (2n=32).

Полученные для *Centaurium pulchellum* 2n=14, *Origanum vulgare* 2n=28 и *Veronica spicata* 2n=56 числа хромосом прибавляют еще по одному цитотипу к этим вариабельным по данному признаку (ХЧЦР, 1969) видам.

Новые значения чисел хромосом определены нами у *Linum bienne* — 2n=18, *L. nervosum* — 2n=18, *Chaenorhinum minus* — 2n=12, *Solanum luteum* — 2n= =24 вместо ранее установленных для этих видов 2n=30, 30, 14, 48 соответственно (ХЧЦР, 1969). По литературным сведениям, у *Sideritis taurica* 2n=32 (ХЧЦР, 1969) и 2n=32+0—4B (Contandriopoulos, 1978), а у *Eragrostis minor* — 2n=40 (ХЧЦР, 1969) и n=30 (Reeder, 1977). Северокавказские экземпляры первого вида имеют 2n=16, а второго — 2n=30.

Thalictrum minus и *Microthlaspi perfoliatum* образуют полиплоидные комплексы с числом хромосом 2n=28, 42, 48, 72, 84 первый (ХЧЦР, 1969; Бочанцева, 1972) и 2n=42, ≈70 (ХЧЦР, 1969; Polatschek, 1972) второй. Мы впервые обнаружили диплоидные расы обоих видов с 2n=14. Такое же число хромосом установлено и для *Taeniatherum asperum* вместо ранее известного 2n=28 (Schooler e. a., 1972).

Из числа кариологически изученных нами видов один является новым для флоры Северного Кавказа, у двух видов обнаружены новые местонахождения. Так, *Diplotaxis tenuifolia* во флористических сводках для Северного Кавказа ранее не приводился (Гроссгейм, 1949; Галушко, 1980). Мы собрали этот вид в окрестностях г. Темрюк Краснодарского края. *Phalaris canariensis* был известен из Прикаспийского Дагестана (Гроссгейм, 1949; Галушко, 1978). Обнаружение этого вида на Западном Кавказе (окр. г. Невинномысска Ставропольского края) значительно расширяет его ареал. Новым для Центрального Кавказа является нахождение *Solanum luteum* в Баксанском ущелье Кабардино-Балкарии. По-видимому, проникновение этих видов в новые районы связано с деятельностью человека.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцева В. В. Хромосомные числа некоторых *Thalictrum* в европейской части СССР. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 8, с. 985—988. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель, т. 1, Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов.-на-Дону гос. ун-та, 1978. 318 с. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель, т. 2. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов.-на-Дону гос. ун-та, 1980. 351 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. Л.: Сов. наука, 1949. 748 с. — *Магулаев А. Ю.* Хромосомные числа некоторых растений Северного Кавказа. — В кн.: Флора и растительность Восточного Кавказа. Орджоникидзе: Северо-Осет. кн. изд-во, 1974, с. 116—117. — *Магулаев А. Ю.* Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа. Сообщ. 2. — В кн.: Флора Северного Кавказа. Ставрополь: Ставр. краев. кн. изд-во, 1976, с. 51—62. — *Хромосомные* числа цветковых растений/Под. ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 928 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I — XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Contandriopoulos J.* Contribution á l'étude cytotaxinomique des *Sideritis* section *Empedoclea* (*Labiatae*). — Plant Syst. and Evol., 1978, vol. 129, N 4, p. 277—289. — *Contandriopoulos J., Afzal—Rafii Z.* Contribution á l'étude cytotaxinomique des *Alyssum* de Turquie. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1973, Bd 83, N 1, S. 14—29. — *Feràkova V., Murin A.* Karyologicke studium duhu *Syrenia cana* (Piller et Mitterp.) Neilr. na Slovensku. — Biologia (ČSSR), 1979, t. 34, N 1, S. 23—30. — *Garcia-Baudin J. M., Darmency H.* Differences intraspecifiques chez *Convolvulus arvensis* L. — Weed Res., 1979, vol. 19, N 3, p. 219—224. — *Murin A.* In: Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 6. — Act. Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, 1978, Bot., vol. 26, p. 1—42. — *Polatschek A.* Beitrag zur Cytotaxonomie der Gattung *Thlaspi*. — Österr. Bot. Z., Bd 120, N 1—2, S. 201—206. — *Reeder J. R.* Chromosome numbers in western grasses. — Amer. J. Bot., 1977, vol. 64, N 1, p. 102—110. — *Schooler A. B., Bell A. R., Nalewaja J. D.* Crosses between *Hordeum jubatum* L. and *Taeniatherum asperum* (Sim.) Nevski to determine genomic relationships. — Crop Sci., 1972, vol. 12, № 4, p. 542—544.

Ставропольский государственный
педагогический институт

Получено 5 IV 1982.

УДК 582.683.2

Бот. журн., т. 69, № 4

Н. В. Недоспасова

РОДЫ *DICHASIANTHUS* И *TORULARIA* (*BRASSICACEAE*) И ИХ ОТНОШЕНИЕ ДРУГ К ДРУГУ

N. V. NEDOSPASOVA. THE GENERA *DICHASIANTHUS* AND *TORULARIA* (*BRASSICACEAE*) AND THEIR RELATIONSHIPS

Рассматривается морфологическое и анатомическое строение *Dichasianthus subtilissimus* в сравнении с представителями рода *Torularia*. Делается вывод, что этот вид значительно отличается от *Torularia* и вполне обоснованно выделен в отдельный монотипный род.

Dichasianthus Ovcz. et Junuss. — новый род в системе крестоцветных. Единственный принадлежащий к нему вид — *D. subtilissimus* (M. Pop.) Ovcz. et Junuss. — первоначально относили к роду *Sisymbrium* L. и называли *S. subtilissimum* M. Pop. Он был помещен в отдельную секцию *Teneritas* Vass. («Флора СССР», 1939). В. П. Бочанцев в «Определителе растений Средней Азии» (1974) совершенно обоснованно исключил этот вид из рода *Sisymbrium*; он отнес его к роду *Torularia* (Coss.) O. E. Schulz, назвав *T. subtilissima* (M. Pop.) Botsch. В 1978 г. П. Н. Овчинников и С. Ю. Юнусов выделили этот вид в особый род на основании следующих морфологических отличий его от представителей рода *Torularia*: вильчатое (ложновильчатое) ветвление стебля (отсюда название *Dichasianthus*), наличие в опушении железистых волосков (у видов рода *Torularia* волоски простые или ветвистые, но не железистые,[1] слабо двухлопастное рыльце (у представителей рода *Torularia* рыльце заметно двухлопастное) («Флора Таджикской ССР», 1978).

Однако С. К. Черепанов в работе «Сосудистые растения СССР» (1981) пока оставил этот вид в составе рода *Torularia*.

Недавно появилась статья чешского исследователя J. Soják (1982), в которой автор сообщает, что родовое название *Torularia* является поздним омонимом одного из родов *Rhodophyta* и предлагает дать роду *Torularia* из семейства крестоцветных название *Dichasianthus*. При этом Soják приводит соответствующие комбинации для всех видов рода *Torularia*, встречающихся в СССР. Соответственно *Dichasianthus subtilissimus* становится типом рода.

Однако возникает вопрос: насколько *Dichasianthus subtilissimus* обладает признаками, свойственными видам рода *Torularia*? Ведь не случайно этот вид был признан авторами «Флоры Таджикской ССР» особым родом. Даже если иметь в виду только указанные выше морфологические различия этих родов, то нельзя снова механически соединить их.

Чтобы более точно выяснить положение *D. subtilissimus* в системе, пришлось провести сравнительное анатомическое и морфологическое исследование этого вида и видов рода *Torularia*.

Для исследования были взяты *Dichasianthus subtilissimus* и семь видов из рода *Torularia*, а именно: *T. torulosa* (Desf.) O. E. Schulz (тип рода), *T. sulphurea* (Korsh.) O. E. Schulz, *T. dentata* (Freyn et Sint.) Kitam., *T. brachycarpa* Vass., *T. contortuplicata* (Steph.) O. E. Schulz, *T. korolkowii* (Regel et Schmalh.) O. E. Schulz, *T. rossica* O. E. Schulz.

Морфологические исследования проводили на материале, собранном автором в экспедициях, а также на гербарном материале, хранящемся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и в Гербарии Института ботаники АН Таджикской ССР. Анатомические исследования проводили на специально фиксированном материале, собранном в экспедициях.

Размеры частей цветка измеряли с помощью окуляр-микрометра при увеличении в 16 раз. Поперечные срезы черешка делали в средней его части. В средней же части делали срезы створок и перегородок стручка.

В первую очередь была тщательно исследована морфология указанных видов. Выше уже говорилось о морфологических различиях родов *Dichasianthus* и *Torularia*. Следует еще добавить, что для *D. subtilissimus* характерны узколинейные стеблевые листья, в то время как виды рода *Torularia* могут иметь на стебле листья продолговатые, ланцетные, но не узколинейные. Этот признак указан авторами при описании *D. subtilissimus*, мы хотим лишь подчеркнуть его значение как родового отличия от *Torularia*.

Дополнительно была тщательно исследована морфология цветка. Оказывается, здесь имеются достаточно заметные отличия *D. subtilissimus* от видов рода *Torularia*. Так, например, завязь у всех исследованных видов линейная, но отношения длины столбика к длине завязи различны: у *D. subtilissimus* оно равно 1 : 3, а у видов рода *Torularia* — от 1 : 5 до 1 : 10, т. е. столбик у последних относительно короче, что хорошо видно на рис. 1, *А*, *1*, *2*.

Обнаруживаются различия и в строении андроцея. Тычинки рода *Dichasianthus* имеют нить почти одинаковой ширины по всей ее длине (рис. 1, *Б*, *1*), в то время как у представителей рода *Torularia* она заметно расширяется к основанию (рис. 1, *Б*, *2*). Различны также и некоторые количественные характеристики тычинок рассматриваемых родов. У *Dichasianthus* отношение длины пыльника к длине тычиночной нити равно 1 : 5, у *Torularia* 1 : 4—3 : 4, т. е. пыльники последних относительно крупнее. Отношение наибольшей ширины тычиночной нити к ее длине равно у *Dichasianthus* 1 : 10, у *Torularia* — 1 : 3—1 : 7 (рис. 1, *Б*) (исключение составляет *T. rossica*, где это отношение равно 1 : 11, но остальные признаки такие же, как и у других видов этого рода).

---

[1] К роду *Torularia* относили вид *T. glandulosa* (Kar. et Kir.) Vass., в опушении которого также есть железистые волоски, однако он имеет очень нечеткое положение в системе и постоянно переносится из рода в род. Мы согласны с В. Ф. Голубковой (1976), которая отнесла этот вид к роду *Dimorphostemon* Kitag.

Отличается род *Dichasianthus* от видов рода *Torularia* также и по форме чашелистиков. У первого чашелистики почти правильной, узкоовальной формы, заметно суживающиеся к основанию, кайма по краю чашелистиков узкая, почти одинаковой ширины по всей ее протяженности. Для видов рода *Torularia* характерны чашелистики широкоовальные, более крупные; к основанию они не сужаются или сужаются слабо. Кайма их гораздо шире, как правило, к основанию она становится у́же и может вообще сойти на нет.

Таким образом, даже по морфологическим признакам *Dichasianthus subtilissimus* достаточно хорошо отличается от видов рода *Torularia*.

Мы провели также некоторые анатомические исследования. Следует, однако, отметить, что из вышеуказанных видов из-за недостатка материала не были анатомически исследованы *Torularia brachycarpa* и *T. rossica*.

Анатомические отличия *Dichasianthus subtilissimus* от рода *Torularia* хорошо заметны при исследовании поперечного среза черешка. Черешок *Dichasianthus* имеет почти полулунную форму, крылья развиты слабо, проводящих пучков — 3, редко — 5 (рис. 2, *А*). У видов рода *Torularia* черешок имеет форму сильно вытянутой дуги, крылья хорошо развиты, пучков обычно 7—9, реже — 11 (рис. 2, *Б*).

Очень хорошо видны также различия между исследуемыми родами по анатомическому строению плода. Мы рассмотрели строение эпидермы перегородки стручка и обнаружили, что *Dichasianthus* имеет оболочки клеток эпидермы тонкие (рис. 3, *А*), в то время как у видов рода *Torularia* они сильно утолщены (рис. 3, *Б*). Есть разница и в расположении самих клеток эпидермы: в перегородках плодов *D. subtilissimus* клетки ориентированы перпендикулярно длинной оси стручка и располагаются продольными рядами, под небольшим углом к этой оси и друг к другу (рис. 3, *А*). У представителей же рода *Torularia* эпидермальные клетки расположены группами. В основном они сохраняют перпендикулярную ориентацию, но могут встречаться группы, расположенные под довольно большим углом или даже параллельно оси плода (рис. 3, *Б*).

Заметные различия есть и в строении склеренхимы, расположенной с внутренней стороны створок стручка. У *Dichasianthus* склеренхима развита относительно слабо и представлена 1—2 слоями клеток (рис. 4, *А*, *1*). У *Torularia* механическая ткань в створках развита значительно мощнее — от 4 до 8 слоев (рис. 4, *А*, *2*).

Различается и расположение механической ткани створок относительно центрального проводящего пучка. У *D. subtilissimus* она окружает пучок со всех сторон (рис. 4, *Б*, *1*), тогда как у видов *Torularia* склеренхима располагается только под пучком (рис. 4, *Б*, *2*).

Таким образом, и по анатомическому строению род *Dichasianthus* хорошо отличается от рода *Torularia*.

Из всего вышесказанного можно сделать следующие выводы:

1. *Dichasianthus subtilissimus* по своим анатомическим и морфологическим признакам достаточно четко отличается от видов рода *Torularia* и вполне заслуживает статуса отдельного рода, как это впервые установили Овчинников и Юнусов.

2. Монотипный род *Dichasianthus* хорошо морфологически отличается от рода *Torularia* совокупностью следующих признаков: ложновильчатым ветвлением стебля, наличием железистых волосков, слабо двухлопастным рыльцем, узколинейными стеблевыми листьями, относительно более длинными и не расширяющимися к основанию тычинками, а также формой и размерами чашелистиков.

3. Имеются различия между рассматриваемыми родами и во внутреннем строении органов. У *Dichasianthus* черешок на поперечном разрезе полулунный, с 3—5 проводящими пучками; оболочки клеток эпидермы перегородок стручка тонкие и располагаются перпендикулярно длинной оси продольными рядами;

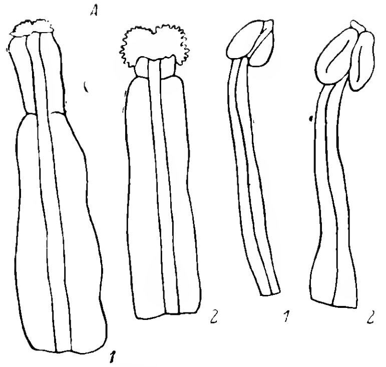


Рис. 1. Морфология генеративных органов.

А — пестик: *1* — ***Dichasianthus subtilissimus***, *2* — ***Torularia contortuplicata***; *Б* — тычинка: *1* — ***D. subtilissimus***, *2* — ***T. torulosa***.

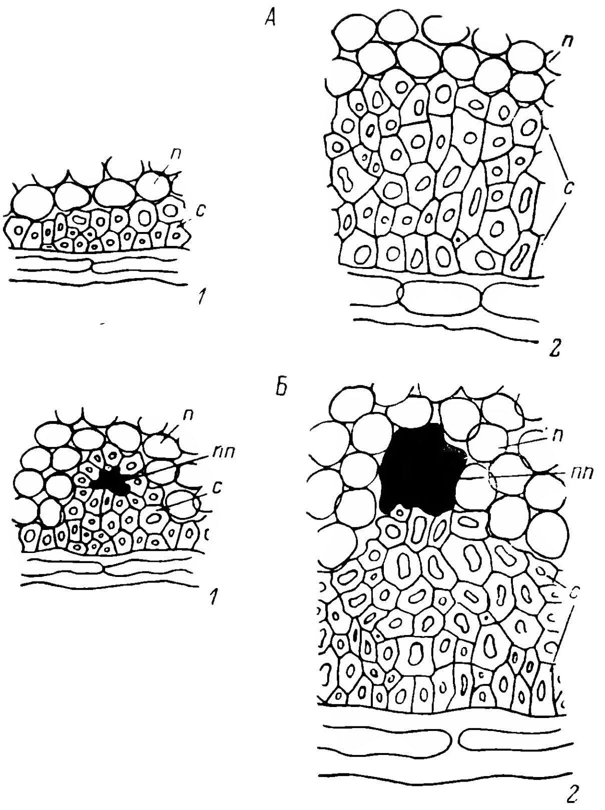


Рис. 4. Поперечный разрез через створку стручка.

А — склеренхима: *1* — ***Dichasianthus subtilissimus***, *2* — ***Torularia dentata***; *Б* — положение склеренхимы относительно проводящего пучка: *1* — ***D. subtilissimus***, *2* — ***T. korolkowii***. *п* — паренхима, *с* — склеренхима, *пп* — проводящий пучок.

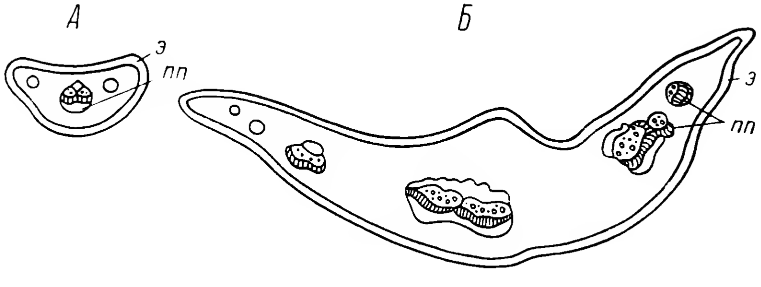


Рис. 2. Поперечный разрез черешка.

А — *Dichasianthus subtilissimus*, *Б* — *Torularia torulosa*. *э* — эпидерма, *пп* — проводящий пучок.

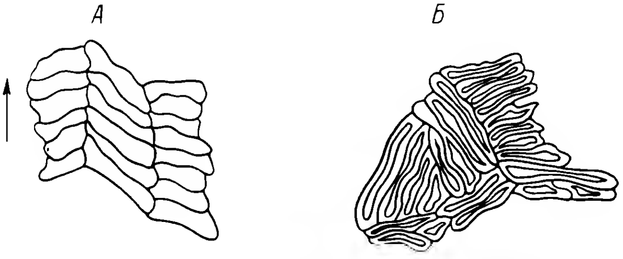


Рис. 3. Строение эпидермы перегородки стручка.

А — *Dichasianthus subtilissimus*, *Б* — *Torularia sulphurea*.

склеренхима плодов окружает проводящий пучок со всех сторон и сравнительно слабо развита. У *Torularia* же черешок на поперечном срезе удлиненный, проводящих пучков здесь 7—11, оболочки клеток перегородки значительно утолщены, располагаются клетки группами, склеренхима плода сильно развита, но находится всегда только снизу от проводящего пучка.

4. Из всего этого следует, что *Dichasianthus subtilissimus* никоим образом не может служить типом для видов, относимых сейчас к роду *Torularia*. Если последнее название не будет сохранено, то видам этим следует дать другое название. Если же отнести виды *Torularia* к роду *Dichasianthus*, то в роде этом его типовой вид — *D. subtilissimus* — придется выделить в особую секцию, т. е. мы вернемся фактически к исходному положению.

ЛИТЕРАТУРА

Голубкова В. Ф. О роде *Dimorphostemon* Kitag. (*Cruciferae*). — Нов. сист. высш. раст., 1976, т. 13, с. 120—130. — *Определитель* растений Средней Азии, т. 4. Ташкент: Фан, 1974. 270 с. — *Флора* СССР, т. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 696. с. — *Флора* Таджикской ССР, т. 5. Л.: Наука, 1978. 678 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Soják J.* Einige Bemerkungen zur Flora der UdSSR, vol. 1 Sborn. Národn. Muz. Praze, Rada B., 1982, N 1—2, S. 38.

Ленинградский государственный
педагогический институт им. А. И. Герцена.

Получено 8 VII 1983.

УДК 582.32.502.72 (470.324)

Бот. журн., т. 69, № 4

М. Ф. Бойко

БРИОФЛОРА ХОПЕРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

M. F. BOIKO. BRYOFLORA OF THE KHOPERSK RESERVE

Исследовалась бриофлора Хоперского заповедника, расположенного на территории Воронежской обл. В ее составе выявлено 70 видов мохообразных: 5 видов печеночников, 4 вида сфагновых и 61 вид бриевых мхов. Ведущими семействами являются *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Hypnaceae*, *Thuidiaceae*. В зонально-географическом отношении бриофлору можно охарактеризовать как бореально-неморальную.

На территории Хоперского государственного заповедника (площадь около 16 200 га) различают 3 геоморфологических района, образовавшихся в результате деятельности р. Хопер; коренной правый берег, пойма и надлуговая терраса с разнообразными типами растительности на различных почвах и большим количеством экотопов. Среднегодовая сумма осадков составляет около 633 мм. В лесостепной части заповедника на правом коренном берегу Хопра произрастают нагорные дубравы из дуба обыкновенного с примесью в древостое ясеня, липы, ильма с подлеском из кленов, лещины, бересклета. На склонах особенно южной экспозиции, на остепненных полянах, кроме лесных растений, произрастают степные, лугово-степные и луговые виды. Пойма Хопра почти вся покрыта дубовыми и тополевыми (из тополя белого, осокоря, осины) лесами. Много луговых и болотных участков, озер. В притеррасных понижениях господствуют ольшаники из ольхи клейкой. Растительность левого берега реки относится к полузасушливой разнотравно-злаковой степи. На надлуговой террасе, где раньше была сплошь степная растительность, сейчас произведены посадки сосны. Участки с преобладанием в травостое *Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud. остались лишь местами (Козловский, Кондратьев, 1969).

Большое разнообразие условий местопроизрастания способствует поселению здесь значительного числа видов растений. Только флора сосудистых растений насчитывает 1019 видов. Это значительно больше, чем в равных по площади заповедниках лесной зоны. Много в заповеднике редких видов, видов, находящихся на границах своих ареалов, и других интересных растений (Цвелев и др., 1982).

ТАБЛИЦА 1

Мохообразные Хоперского заповедника

Вид	Нагорные дубравы	Остепненные участки	Пойменные дубравы	Ольшаники	Тополевники	Сосняки	Пойменные луга	Болота
Riccia crystallina L.				+				
R. fluitans L.			+	+				+
f. *terrestris* C. Jens.				+				
Marchantia polymorpha L.			+	+				+
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.	+			+				
Radula complanata (L.) Dum.	+			+				
Sphagnum centrale C. Jens.								+
S. magellanicum Brid.								+
S. teres (Schimp) Ångstr.								+
S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens.								+
Polytrichum piliferum Hedw.						+		
P. juniperinum Hedw.						+		
P. strictum Brid.								+
Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv.				+				
Fissidens marginatulus Meln.	+		+		+			
Dicranum polysetum Sw.						+		
D. scoparium Hedw.	+							
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.		+	+			+	+	
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. et al.		+				+	+	
Phascum cuspidatum Hedw.		+						
Barbula unguiculata Hedw.	+	+						
Funaria hygrometrica Hedw.	+					+	+	
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.							+	
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.						+		
Bryum capillare Hedw.	+			+	+			
var. *flaccidum* (Brid.) B., S. et G.				+				
B. elegans Nees ex Brid.			+					
B. caespiticium Hedw.	+	+				+	+	
B. argenteum Hedw.		+				+		
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T. Kop.	+							
P. ellipticum (Brid.) T. Kop.				+				+
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.								+
Orthotrichum speciosum Nees	+		+		+			
O. obtusifolium Brid.					+			
O. pumilum Sw.	+				+			
O. affine Brid.	+		+		+			
Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr.	+							
Homalia trichomanoides (Hedw.) Brid.				+				
Leskea polycarpa Hedw.	+		+	+	+			
Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyh.	+							
Anomodon longifolius (Brid.) Hartm.	+		+	+				
A. attenuatus (Hedw.) Hüb.				+				
A. viticulosus (Hedw.) Hook. et Tayl.	+							
Thuidium abietinum (Hedw.) B., S. et G.		+						
Helodium blandowii (Web. et Mohr) Warnst.								+
Amblystegium serpens (Hedw.) B., S. et G.	+		+	+	+			
A. varium (Hedw.) Lindb.				+				
A. saxatile Schimp.				+	+			
A. humile (P. Beauv.) Crundw.				+				
A. riparium (Hedw.) B., S. et G.			+	+			+	
f. *longifolium* (B., S. et G.) Moenk.				+	+			
A. subtile (Hedw.) B., S. et G.	+		+					
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.								+
var. *polycarpus* (Bland.) Moenk.							+	
D. sendtheri (Schimp. ex H. Müll.) Warnst.								+
D. vernicosus (Mitt.) Warnst.								+
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.				+				
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr.) B., S. et G.				+				
B. mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde	+						+	
B. campestre (C. Müll.) B., S. et G.	+	+	+			+		
B. rivulare B., S. et G.								+

Вид	Нагорные дубравы	Остепненные участки	Пойменные дубравы	Ольшаники	Тополевники	Сосняки	Пойменные луга	Болота
Brachythecium velutinum (Hedw.) B., S. et G.	+		+					
Cirriphyllium piliferum (Hedw.) Grout	+							
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.					+			
E. praelongum (Hedw.) B., S. et G.				+	+			
E. hians (Hedw.) Sande Lac.	+							
Plagiothecium latebricola B., S. et G.				+				
Pylaisia polyantha (Hedw.) Schimp.	+		+	+	+			
Platygyrium repens (Brid.) B., S. et G.	+			+				
Hypnum pallescens (Hedw.) P. Beauv.				+				
H. cupressiforme Hedw.	+							
H. lindbergii Mitt.					+		+	
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	+							
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.						+		
Число видов	28	8	15	24	14	11	10	14

Первые сведения о бриофлоре заповедника содержатся в статье С. И. Машкина (1955), написанной по материалам исследований 1947—1948 гг. Собранные мхи определены А. Л. Абрамовой и хранятся в Гербарии Хоперского заповедника, лишь небольшая часть — 7 видов — в бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Для всех 32 видов мохообразных, из которых 2 вида печеночники, 4 — сфагновые и 26 видов бриевые мхи, в работе Машкина указаны местонахождение и тип растительности, часто еще и экотоп.

Настоящая статья написана по материалам наших исследований 1979—1980 гг. Собранные мохообразные хранятся в Гербарии Херсонского государственного педагогического института им. Н. К. Крупской и бриологическом гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

На основании наших данных, материалов Гербариев и литературного источника установлено, что на территории заповедника произрастает 70 видов мохообразных, представителей 39 родов 26 семейств, из них 5 видов печеночников, относящихся к 4 родам 4 семейств, и 65 видов мхов: 4 сфагновых и 61 бриевых мхов — представителей 34 родов 21 семейства (табл. 1). Преобладание в бриофлоре заповедника видов семейств *Amblystegiaceae* — 10, *Brachytheciaceae* — 9, *Bryaceae* — 6, *Hypnaceae* и *Thuidiaceae* — 5, *Orthotrichaceae*, *Polytrichaceae* и *Sphagnaceae* — по 4 вида не в полной мере отражает зональное положение данной бриофлоры; налицо явная ее бореализация. Высокая степень участия в бриофлоре представителей именно этих семейств характерна для более северных районов, расположенных в зоне смешанных лесов или даже таежной зоне (Воробьев, Щелчкова, 1981), и совсем не характерна для изученных участков лесостепной и степной зон (Бойко, 1983).

Среди выявленных в Хоперском заповеднике и его окрестностях мохообразных имеются редкие виды. Местонахождение гипоарктического вида *Helodium blandowii*[1] — одно из самых южных на равнине. Для западного вида *Plagiothecium latebricola*, встречающегося в Карпатах и на Полесье (Бойко, 1976), данное местонахождение самое юго-восточное. Для редких в степной и лесостепной зонах *Lophocolea heterophylla*, *Amblystegium saxatile*, *A. humile*, *Bryum elegans* указаны новые местонахождения. Интересно отметить местообитание редкого в этих же зонах, как и на Левобережном Полесье, вида *Homalia trichomanoides* (Бойко, 1975), он обнаружен на стволах ольхи в черносмородиновом ольшанике.

---

[1] Названия видов печеночников приводятся по Д. К. Зерову (1964), мхов — по Corley e. a. (1981).

В бриофлоре Хоперского заповедника преобладают виды бореального (по А. С. Лазаренко, 1956) элемента (33 вида), которые составляют почти половину всего видового состава мохообразных. Значительное число видов (24) относится к неморальному элементу, отражающему здесь зональные особенности бриофлоры. Преобладание бореальных видов и наличие одного гипоарктического вида в бриофлоре заповедника, расположенного в лесостепной зоне, вблизи ее границы со степной зоной, можно объяснить проникновением сюда северных видов по долине р. Хопер. На возможность и особенности экспансивного проникновения в историческое время видов северной флоры, в частности мхов, далеко на юг по террасам рек меридионального направления указывалось в ряде работ (Зеров, 1936; Лавренко, 1940; Бойко, 1974, и др.). Небольшое число видов аридного элемента (4) в бриофлоре заповедника связано с отсутствием подходящих степных местообитаний и значительным облесением песчаной степи на левом берегу реки. Значительное участие (табл. 2) космополитных видов (8) указывает на наличие здесь нарушенных участков естественной растительности.

Бриофлору заповедника можно охарактеризовать как бореально-неморальную со значительным участием космополитных видов. Как по составу преобладающих семейств, так и по характеру спектра географических элементов (табл. 2) исследованная бриофлора не в полной мере отражает зональные особенности местности, а является следствием локальных физико-географических условий, в значительной степени связанных с влиянием р. Хопер.

ТАБЛИЦА 2

Участие видов мохообразных, относящихся к различным географическим элементам в сложении растительного покрова Хоперского государственного заповедника

Географический элемент	Нагорные дубравы	Остепненные участки	Пойменные дубравы	Ольшаники	Тополевники	Сосняки	Пойменные луга	Болота
Бореальный	7	1	3	8	4	6	4	11
Неморальный	15	—	9	14	10	—	1	—
Аридный	1	4	—	—	—	1	1	—
Гипоарктический	—	—	—	—	—	—	—	1
Космополиты	2	3	3	2	—	4	4	2
Всего видов . . .	25	8	15	24	14	11	10	14

ЛИТЕРАТУРА

Бойко М. Ф. Найпівденніше на Україні болото із сфагновими мохами. — Укр. бот. журн., 1974, т. 31, № 2, с. 236—237. — *Бойко М. Ф.* Мохоподібні вільхових ценозів Лівобережного Полісся УРСР та питання їх охорони. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 2, с. 180—187. — *Бойко М. Ф.* Редкие виды мохообразных Левобережного Полесья УССР и вопросы их охраны. — В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наук. думка, 1976, с. 42—47. — *Бойко М. Ф.* Моховой покров фитоценозов заповедных степей европейской части СССР. — Бот. журн., 1973, т. 68, № 8, с. 1112—1121. — *Воробьев Ю. М.*, *Щелчкова Т. А.* Флора лиственных мхов окрестностей биостанции Горьковского университета. Деп. в ВИНИТИ, № 5690-81 Деп. — *Зеров Д. К.* Стратиграфія сфагнових боліт степової частини УРСР. — Бот. журн. АН УРСР, 1936, т. 3, № 3—4, с. 29—35. — *Зеров Д. К.* Флора печіночних та сфагнових мохів України. Київ: Наук. думка, 1964. 356 с. — *Козловский В. Б.*, *Кондратьев Н. П.* Хоперский заповедник. — В кн.: Заповедники Советского Союза. М.: Колос, 1969. 552 с. — *Лавренко Е. М.* Сфагновые болота бассейна р. Донца. — Геоботаника, 1940, вып. 4, с. 630—632. — *Лаваренко А. С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу. — Укр. бот. журн., 1956, т. 13, № 1, с. 31—40. — *Машкин С. И.* Материалы по бриофлоре района среднего течения Хопра. — Тр. Воронеж. гос. ун-та, 1955, т. 42, вып. 1, с. 28—30. — *Цвелев Н. Н.*, *Нескрябина Е. С.*, *Печенюк Е. В.* Некоторые итоги флористических исследований в Хоперском заповеднике. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 713—721. — *Corley M. F. V.*, *Crundwell A. C.*, *Düll R.* e. a. Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. — J. Bryology, 1981, vol. 11, N 4, p. 609—689.

Херсонский государственный
педагогический институт

Получено 20 XII 1982.

УДК 582.632.2 : 582.912.42 (477) Бот. журн., т. 69, № 4

Г. К. Смык, Н. Н. Бортняк

ДУБОВО-РОДОДЕНДРОНОВЫЕ ЛЕСА QUERCETA (PETRAEAE) RHODODENDROSA (LUTEI) НА СЛОВЕЧАНСКО-ОВРУЧСКОМ КРЯЖЕ (УКРАИНА, ЦЕНТРАЛЬНОЕ ПОЛЕСЬЕ)

G. K. SMYK, N. N. BORTNYAK. QUERCETA (PETRAEAE) RHODODENDROSA (LUTEI) FORESTS IN SLOVECHANSK-OVRUCHSK BLOCK (THE UKRAINE, CENTRAL POLESSYE)

Сообщается об уникальном для Европы типе леса — дубово-рододендроновом Querceta (petraeae) rhododendrosa (lutei) — на Словечанско-Овручском кряже (Украина, Центральное Полесье), сохранившемся здесь с третичного времени.

Впервые природные леса из дуба скального *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. на территории Центрального Полесья, а именно на своеобразном в геоморфологическом отношении Словечанско-Овручском кряже, обнаружены в 1962 г. (Смик, 1964, 1965б; Смык, 1965а). Однако скальнодубовые леса в этом районе все еще оставались неописанными.

В сводке о лесах Украины (Гринь, 1971) скальнодубовые леса описаны для Крыма, Карпат и западных областей Украины — Подолии, где приведены следующие группы ассоциаций скальнодубовых лесов: черничниковые — Querceta (petraeae) myrtillosa, орляковые — Querceta (petraeae) pteridosa, вейниковые — Querceta (petraeae) calamagrostidosa (arundinaceae), волосистоосоковые — Querceta (petraeae) caricosa (pilosae), чесночницевые — Querceta (petraeae) alliariosa, перловниковые — Querceta (petraeae) melicosa (uniflorae), осоковые — Querceta (petraeae) caricosa (brevicollis), ландышевые — Querceta (petraeae) convallariosa, горноосоковые — Querceta (petraeae) caricosa (montanae), воробейниковые — Querceta (petraeae) lithospermosa (purpureo-caerulei), лазурниковые — Querceta (petraeae) laserosa (trilobae), перистокоротконожковые — Querceta (petraeae) brachypodiosa (pinnatae), дорикниевые — Querceta (petraeae) dorycnosa, мятликовые — Querceta (petraeae) poosa (nemoralis), грабинниковые — Querceta (petraeae) carpinosa (orientali).

Мы впервые обнаружили на Словечанско-Овручском кряже группировки дубового леса с рододендроном желтым *Rhododendron luteum* Sweet — Querceta (petraeae) rhododendrosa (lutei).

Ранее на Украинском Полесье *Rh. luteum* отмечался в составе сосновых лесов Pinetum rhododendrosum (Поварніцин, 1959; Мякушко, 1978; Мякушко, Козьяков, 1981), суборей Pineto-Querceta rhododendrosa (Мякушко, Козьяков, 1981) и дубрав из дуба обыкновенного Querceta (roburis) rhododendrosa (Поварніцин, 1959), однако позже (Гринь, 1971; Шеляг-Сосонко, 1974) последняя группировка для территории Украины не упоминалась. На Кавказе, в частности на северных его отрогах в бассейне р. Кубани, *Rh. luteum* произрастает преимущественно в лесах с преобладанием в древостое *Quercus petraea* (Гроссгейм, 1948).

Rhododendron luteum на Словечанско-Овручском кряже является обычным растением в кустарниковом ярусе влажных сосновых и сосново-дубовых лесов. Об условиях произрастания и распространения этого вида в названном районе один из авторов сообщал ранее (Смик, 1974; Смык, 1975). *Rh. luteum* как горное растение (Кузнецов, 1901) приурочен к скальным породам (на кряже — к породе овручской серии: красным и розовым кварцитам) и продуктам их разрушения. В сходных условиях произрастает на Словечанско-Овручском кряже и *Quercus petraea*.

Описываемая нами группировка дубового леса обнаружена в кв. 37 Кованского лесничества Овручского р-на Житомирской обл. в 1975 г. и занимает площадь около 10 га. Здесь преобладают слаборазвитые почвы, сильно щебнистые и каменистые, сформировавшиеся на элювии овручских красных и розовых кварцитов. Глыбы кварцитов в обилии выходят на поверхность. Грунтовые воды залегают на глубине 1.5—2 м, а во многих местах они выклиниваются родниками. Древостой двухъярусный. Первый ярус образует *Q. petraea* в возрасте 60—100 лет III—IV бонитета. Единично встречаются угнетенные деревья *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. Общее покрытие первого яруса 0.8. Второй ярус слабо развит (покрытие 0.1—0.2), состоит из *Populus tremula* L., *Pyrus communis* L., *Malus sylvestris* Mill., *Sorbus aucuparia* L. В подлеске отмечен подрост *Quercus petraea*, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Pinus sylvestris*; густота подлеска — до 20%. Кустарник хорошо развит (густота 0.7—0.8), с доминированием *Rhododendron luteum* (до 0.7). Также отмечены единичные особи *Frangula alnus* Mill., *Genista tinctoria* L., *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch, *Salix cinerea* L., *Rubus suberectus* G. Anders. ex Smith.

Из кустарничков в подлеске довольно обычны *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., в местах выклинивания грунтовых вод изредка встречается *V. uliginosum* L. Травянистый покров слабо развит, покрытие — до 30%, состоит из *Agrostis gigantea* Roth, *Poa nemoralis* L., *Festuca ovina* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Lysimachia vulgaris* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Nardus stricta* L., *Juncus effusus* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Trientalis europaea* L., *Solidago virgaurea* L., *Melampyrum laciniatum* Koshevn. et Zing., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Hieracium umbellatum* L., *Viola reichenbachiana* Jord. ex Boreau.

Моховой покров составляют преимущественно *Hypnum cupressiforme* Hedw. и *Dicranum scoparium* Hedw. На обнажениях кварцитов у поверхности почвы отмечены подушки мха *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Schimp., а в местах выхода почвенных вод — *Sphagnum palustre* L.

На месте сведенных скальнодубовых лесов на кряже распространяются группировки дубово-рододендроновых сосняков Pineto—Querceta (petraeae) rhododendrosa. *Quercus petraea* здесь отстает в росте и развитии от Pinus sylvestris и сохраняется лишь в подросте. Обилие *Rhododendron luteum* не изменяется, а нередко и увеличивается. На пониженных участках возобновляются сплошные березняки из *Betula pubescens* с *Rhododendron luteum* в кустарниковом ярусе и *Quercus petraea* в подросте.

Своим нынешним распространением на Полесье *Rhododendron luteum* обязан существованию Словечанско-Овручского и Белокоровичского кряжей и других возвышенностей, сложенных кристаллическими породами, которые в прошлом, по мнению C. Kuzniar (1922), входили в единую горную систему — Скифский, или Полесский, вал. Только своеобразием геоморфологии и геологической истории Словечанско-Овручского кряжа и объяснимо наличие здесь *Quercus petraea*. Сохранение реликтов *Rhododendron luteum* и *Quercus petraea* на кряже с третичного времени до наших дней стало возможным только потому, что за миллионы лет своего существования Словечанско-Овручский кряж не подвергался морским трансгрессиям, во всяком случае его наиболее возвышенные участки (Семененко, 1964), и тем более не покрывался ледником и оказался тем убежищем, где эти виды остались как реликты.

Кстати сказать, для Словечанско-Овручского кряжа характерно наличие и других реликтовых видов, например *Hedera helix* L., *Betula obscura* A. Kotula, *Melittis sarmatica* Klok. и др. (Смик, 1965а; Смык, 1965б; 1968), характерных для лесов из дуба скального, поэтому мы не согласны с мнением некоторых исследователей (Гринь, 1971), считающих, что дуб скальный в своей экспансии на север и северо-восток, «оставил позади» всех типичных представителей древесного, кустарникового и травянистого ярусов и произрастает на Украине в чуждых для него фитоценозах. Возможно, целый ряд специфических видов дубовых лесов на Полесье исчез сравнительно недавно в связи с неоднократными вырубками, а также возрастающей континентальностью климата, однако некоторые из этих видов сохранились до сих пор.

По нашему мнению, можно предположить, что *Rhododendron luteum* в прошлом на Украинском Полесье произрастал только в составе скальнодубовых лесов и лишь в связи со значительным сокращением ареала *Quercus petraea* сохранился в не свойственных для него сосновых, сосново-дубовых и, возможно, дубовых (из дуба обыкновенного) лесах.

Описываемый участок скальнодубового леса с рододендроном желтым по нашему предложению объявлен заказником местного значения. В ближайшие годы этот ценный для науки реликтовый лес будет включен в состав Полесского биосферного заповедника.

Авторы благодарят Л. Я. Партыка за определение видов мхов.

ЛИТЕРАТУРА

Гринь Ф. О. Дубові та широколистяно-дубові ліси. — В кн.: Рослинність УРСР. Ліси. Київ: Наук. думка, 1971, с. 272—328. — *Гроссгейм А. А.* Растительный покров Кавказа. Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Нов. серия. Отдел ботанический, вып. 4 (12). М.: Изд-во МОИП, 1948. 268 с. — *Кузнецов Н. И.* Материалы для флоры Кавказа, ч. 4, вып. 1. СПб., 1901. 590 с. — *Мякушко В. К.* Сосновые леса равнинной части УССР. Киев: Наук. думка, 1978. 256 с. — *М'якушко В. К.*, *Козьяков О. С.* Сосново-рододендронові ліси Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 2, с. 32—35. — *Поварніцин В. О.* Ліси Українського Полісся. Київ: Вид-во АН УРСР, 1959. 208 с. — *Семененко Н. П.* Геолого-тектоническая карта Украинского кристаллического щита. Киев: Изд-во АН УССР, 1964. 14 с. — *Смик Г. К.* Цікаві флористичні знахідки на Словечансько-Овруцькому кряжі. — Укр. бот. журн., 1964, т. 21, № 4, с. 101—102. — *Смик Г. К.* Плющ звичайний (*Hedera helix* L.) на Словечансько-Овруцькому кряжі. — Укр. бот. журн., 1965а, т. 22, № 2, с. 102—104. — *Смик Г. К.* Нарис флори Овруцько-Словечанського кряжа. — Укр. бот. журн., 1965б, т. 22, № 4, с. 63—67. — *Смик Г. К.* Особливості поширення рододендрона жовтого (*Rhododendron luteum* Sweet) на Словечансько-Овруцькому кряжі. — Укр. бот. журн., 1974, т. 31, № 3, с. 365—367. — *Смык Г. К.* Дуб скальный (*Quercus petraea* Liebl.) в Житомирском Полесье. — Бот. журн., 1965а, т. 50, № 8, с. 1130—1131. — *Смык Г. К.* О реликтовых растениях Овручско-Словечанского кряжа. — В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого, вып. 2. Киев: Наук. думка, 1965б, с. 162—165. — *Смык Г. К.* Плющ обыкновенный показывает границу оледенения. — Природа, 1968, № 8, с. 90. — *Смык Г. К.* Условия произрастания и распространения *Rhododendron luteum* Sweet (*Ericaceae*) на Словечанско-Овручском кряже (Украина, Житомирское Полесье). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 11, с. 1623—1625. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. Київ: Наук. думка, 1974. 240 с. — *Kuzniar C.* Les curalides dans l'Europe septentrionale et centrale. — Sprawozdanie Panstwowego Inst. Geol., 1922, vol. 1, 268 p.

Киевский государственный университет Получено 14 IV 1982.

УДК 581.9 (571.61)

Бот. журн., т. 69, № 4

В. А. Недолужко

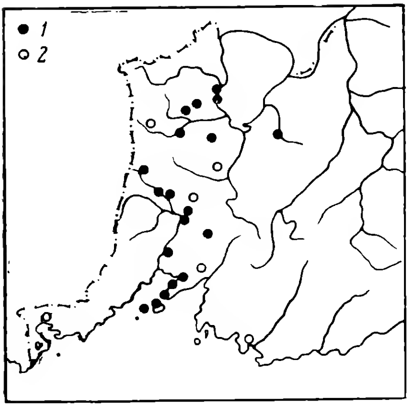
РАСПРОСТРАНЕНИЕ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

V. A. NEDOLUZHKO, THE DISTRIBUTION OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) IN THE PRIMORSK REGION

Показаны проникновение и расселение *Ambrosia artemisiifolia* в Приморье. Рассматриваются распространение и биологические особенности вида в условиях этого района. Делаются предположения о перспективах его расселения на север в пределах советского Дальнего Востока.

Амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L., происходящая из Северной Америки, в настоящее время распространилась в сельскохозяйственных районах всех частей света, проявляя почти беспрецедентную экологическую пластичность. Впервые на территории нашей страны этот вид амброзии обнаружил С. Г. Колмаков в 1918 г. в окрестностях г. Ставрополя (Амелин, 1936). Считается, что семена ее были занесены через черноморские порты вместе с семенами кормового клевера («Сорные растения СССР», 4, 1935; Васильев, 1958; Смольянинова, 1959). За 60 лет это опасное сорное и ядовитое растение широко распространилось в СССР, несмотря на карантинные мероприятия.

В обработке рода *Ambrosia* L. в 25 томе «Флоры СССР» Л. А. Смольянинова (1959) указала этот вид для юга европейской территории страны и для Кавказа. В настоящее время он распространен почти во всех областях Украины («Бур'яни України», 1970; Фисюнов, 1974), в Краснодарском и Ставропольском краях



Распространение *Ambrosia artemisiifolia* в Приморском крае.

1 — местонахождение по данным Гербариев (MHA, VLA); *2* — местонахождения по наблюдениям автора.

(Васильев, 1958), в Кабардино-Балкарской, Северо-Осетинской и Башкирской АССР, в Ростовской, Куйбышевской, Волгоградской и Оренбургской областях РСФСР, в Грузии, Казахстане, Туркмении (Киселев, 1971; Васильченко, Пидотти, 1975) и Узбекистане (Поляков, 1967). Обнаружен он также в Ленинграде (Гусев, 1968; Цвелев, 1977), куда, возможно, занесен из Финляндии.

Д. С. Васильев (1958) указывал, что в середине 50-х годов вид в СССР находился на этапе расселения; по нашему мнению, сейчас у него начался этап стабилизации ареала. В настоящее время он занял почти все районы страны с вегетационным периодом свыше 150 дней (период вегетации у амброзии полыннолистной составляет 150—170 дней, семена созревают поздней осенью). В более северных районах, например в Удмуртии, амброзия полыннолистная не может закрепиться и ведет себя как эфемерофит (Гусев, 1977).

В Приморском крае *A. artemisiifolia* впервые отмечена в начале 60-х годов; первые сборы в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLA) датированы 1963 г. По всей вероятности, сюда она попала не из европейской части СССР, а непосредственно из Северной Америки вместе с семенами пшеницы. Вид не был упомянут в «Определителе растений Приморья и Приамурья» (1966), но приводился для Приморского края в работе В. Н. Ворошилова (1966). В пределах Приамурья амброзия полыннолистная собиралась только однажды в г. Хабаровске (Нечаев А. П., Нечаев А. А., 1973). Перспективу такого же быстрого расселения ее по Амуру, как и в Приморье, мы считаем по вышеизложенным причинам сомнительной. Продвижение на север здесь, видимо, будет идти медленно, по мере отбора экоформ с быстрым сезонным развитием. Однако вполне возможно быстрое расселение вида на Сахалине и Курильских островах.

В настоящее время амброзия полыннолистная заселила весь юг и юго-запад Приморского края, характеризующиеся длительным безморозным периодом (см. рисунок). Она встречается главным образом в населенных пунктах и ведет себя как растение-пионер: быстро заселяет всякого рода обнажения, возникающие в процессе строительных работ, внедряется в расстроенные травянистые ценозы. В ряде мест Приханкайской низменности (Ханкайский и Хорольский районы) этот вид уже сейчас приносит ощутимый вред, засоряя посевы сельскохозяйственных культур.

В городах Владивостоке, Находке, Уссурийске и в пос. Пограничном мы отметили образование почти чистых зарослей этого вида с плотностью до 150 особей на 1 м^2. Образованию монодоминантных зарослей способствует исключительная конкурентоспособность вида из-за его высокой экологической пластичности. Однако, как показывают наблюдения, в устойчивые луговые и газонные ценозы амброзия полыннолистная вторгнуться не может. В связи с этим в качестве наиболее действенной меры борьбы с ней в населенных пунктах следует считать немедленное занятие откосов, склонов и других свободных мест почвопокровными растениями, а также строгое соблюдение агротехники выращивания растений и постоянный контроль за состоянием зеленых насаждений.

ЛИТЕРАТУРА

Амелин И. С. Сорная растительность Ставропольских полей. Ставрополь, 1936. 38 с. — *Бур'яни* України. Київ: Наук. думка, 1970. 508 с. — *Васильев Д. С.* Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней. Краснодар, 1958. 86 с. — *Васильченко И. Т., Пидотти О. А.* Определитель сорных растений районов орошаемого земледелия. Л.: Колос, 1975. 368 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука. 478 с. — *Гусев Ю. Д.* Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 11, с. 1569—1579. — *Гусев Ю. Д.* Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 5, с. 691—694. — *Киселев А. Н.* Сорные растения и меры борьбы с ними. М.: Колос, 1971. 192 с. — *Нечаев А. П.*, *Нечаев А. А.* К флоре Нижнего Приамурья. 1 — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1973, вып. 88, с. 48—51. — *Определитель* растений Приморья и Приамурья. М.; Л. Наука, 1966. 492 с. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 336 с. — *Сорные* растения СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 414 с. — *Смольянинова Л. А.* Род Амброзия— *Ambrosia L.* — В кн.: Флора СССР, т. 25. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 517—521. — *Фисюнов О. В.* Карантинні бур'яни. Київ: Наук. думка, 1974. 228 с. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 14, с. 244—255.

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 10 III 1982.

УДК 582.669.2 Бот. журн., т. 69, № 4

В. А. Шулц

ЗАБЫТЫЙ РОД *SPANIZIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*)

V. A. SHULTZ. THE NEGLECTED GENUS *SPANIZIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*)

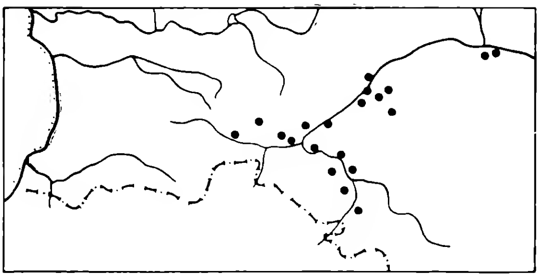
Восстановлен род *Spanizium* из сем. *Caryophyllaceae*, сделана новая номенклатурная комбинация *Spanizium prostratum* (*Saponaria prostrata*), приведены уточненные описания рода и его единственного вида с критическим разбором таксономической литературы и точечным ареалом вида.

В 1843 г. A. Grisebach по сборам из Восточной Анатолии (Турция) описал новый род *Spanizium* Griseb. с одним видом *S. ocymoides* (L.) Griseb. Просмотр фотокопии гербарного листа Grisebach, хранящегося в Геттингене (GOET), показал, что он не отличим от *Saponaria prostrata* Willd.

Первоначально Grisebach предполагал описать растение из Турции под названием *Spanizium monospermum* и дал его характеристику на гербарном листе. Однако впоследствии он отнес это растение к виду *Saponaria ocymoides* L., на названии которого сделал номенклатурную комбинацию в новом роде. Таким образом, он ошибочно принял за *S. ocymoides*, произрастающую в Европе, восточносредиземноморско-малоазийский вид *S. prostrata*.

Последующие систематики не принимали этот род, а считали его либо секцией рода *Saponaria* L. (Boissier, 1867; Pax, 1889), либо его подсекцией (Simmler, 1910; Pax, Hoffmann, 1934), причем E. Boissier относил к секции *Spanizium* (Griseb.) Boiss. два вида: *Saponaria kotschyi* Boiss. и *S. prostrata*, а синонимом последнего считал *Spanizium ocymoides*. Этой точке зрения следовали и другие ботаники (Pax, 1889; Горшкова, 1936). Однако нельзя согласиться с мнением авторов, объединяющих эти 2 вида. Тем более что уже C. Willdenov (1809) и монограф рода *Saponaria* G. Simmler (1910) различали их. Анализ признаков этих видов позволяет утверждать, что они имеют не только четкие видовые признаки, но и различия более высокого таксономического ранга. Правда, по внешнему виду *Saponaria prostrata* и *S. ocymoides* весьма похожи, но первый вид хорошо отличается от второго рядом признаков: пленчатыми (а не твердыми, кожистыми), невскрывающимися (а не вскрывающимися 4 зубцами), широкоэллиптическими, заостренными (а не цилиндрическими, в верхней части суженными), при созревании опадающими вместе с чашечкой (а не сохраняющимися) коробочками и сильно разрастающимися, широко-, продолговато-яйцевидными или эллиптическими (а не овально-трубчатыми) при плодах чашечками. Особенно важно то, что у *S. prostrata* коробочка не вскрывается и опадает вместе с чашечкой — эти признаки не характерны для рода *Saponaria*, поэтому считаем необходимым восстановить незаслуженно забытый род *Spanizium*, основывающийся на *Saponaria prostrata*, и предлагаем новую номенклатурную комбинацию *Spanizium prostratum* (Willd.) V. A. Shultz.

Род *Spanizium* от наиболее близкого рода *Schischkiniella* Stenn. четко отграничен обоеполыми (а не однополыми, двудомными) цветками, столбиками



Географическое распространение *Spanizium prostratum* в СССР.

в числе 2 (а не 3), лепестками с крылатым ноготком и придатками у основания отгиба.

Ввиду того, что описание рода на русском языке отсутствует, ниже приводим уточненные описания рода *Spanizium* и его единственного вида.

Spanizium Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1 : 180. — *Saponaria* L. sect. *Spanizium* (Griseb.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 529, p. p.; Pax, 1889, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1b : 78. — *Saponaria* L. subsect. *Spanizium* (Griseb.) Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, p. p.; Pax und K. Hoffm. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16c : 363, p. p.

Цветки обоеполые, актиноморфные, 5-членные. Чашечка сростнолистная, целиком травянистая, 5-зубчатая, с сетчатым жилкованием. Лепестки свободные; пластинка отгиба резко переходит в ноготок, имеющий крыловидные выросты, при основании с придатками. Тычинок 10, в двух кругах. Завязь верхняя, одногнездная, из двух плодолистиков, со свободной центральной плацентацией, с 2 столбиками. Плод — одногнездная, малосемянная, широкоэллиптическая, невскрывающаяся коробочка, опадающая вместе с чашечкой. Малолетние травянистые растения с цельнокрайными, супротивными листьями.

Тип: *S. ocymoides* (L.) Griseb. p. p. excl. basionymo (=*S. prostratum* (Willd.) V. A. Shultz).

Монотипный восточносредиземноморско-малоазийский род.

Spanizium prostratum (Willd.) V. A. Shultz comb. nov. — *Saponaria prostrata* Willd. 1809, Enum. Pl. Horti Berol.: 465; Ser. 1824, in DC., Prodr. 1 : 366; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 529; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. *Saponaria* : 25, 68; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 867; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2-е, 3 : 296; он же, 1949. Опред. раст. Кавк.: 561; Parsa, 1951, Fl. Iran, 1 : 1012. — *S. holopetala* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 301; Гроссг. 1930, Фл. Кавк. 2 : 434. — *S. atocioides* Boiss. 1843, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 1 : 16. — *Spanizium ocymoides* (L.) Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1 : 180, p. p. excl. basionymo. — *Saponaria atocioides* var. *calvertii* Boiss. 1856, Diagn. Pl. Or., ser. 2, 5 : 50. — *S. prostrata* var. *calvertii* (Boiss.) Boiss. 1867, l. c. : 530. — *S. prostrata* ssp. *prostrata* : Hedge, 1961, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 23, 4 : 552; idem, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 146. — *S. prostrata* ssp. *anatolica* Hedge, 1961, l. c. : 552; idem, 1967, l. c. : 146. — *S. prostrata* ssp. *calvertii* (Boiss.) Hedge, 1961, l. c. : 553; idem, 1967, l. c. : 146.

Растение малолетнее, травянистое, образует рыхлые полушаровидные подушки. Стебли сильно ветвистые, простертые, с приподнятыми верхушками ветвей, опушенные простыми и многоклеточными железистыми волосками, 18—27 см дл. Листья продолговато-, линейно- или округло-лопатчатые, с одной жилкой, на верхушке закругленные и заостренные, 10—25 мм дл. и 3—5 мм шир. Соцветие тирс; цветки на очень коротких цветоножках 2—3 мм дл. Чашечка 9—13 мм дл., с короткими, треугольно-яйцевидными, острыми зубцами, опушенная, во время цветения узкотрубчатая, 2—3 мм шир., при плоде сильно разрастающаяся, широко-, продолговато-яйцевидная или эллиптическая, до 7 мм шир. Лепестки розовые, округло-лопатчатые, на верхушке закругленные, с резким переходом пластинки отгиба в линейный ноготок; ноготок с одной жилкой, разветвляющейся под придатками на 3 ветви, которые в пластинке отгиба анастомозируют. Тычиночные нити в поперечном срезе округлые; пыльники эллиптические. Завязь эллиптическая, на удлиненном гинофоре, с неопадающим при созревании коробочки стилоподием. Коробочка на карпофоре, маленькая, до 3 мм дл., пленчатая, 1—3 (4)-семенная, заключенная в сильно вздутую чашечку. Семена черно-коричневые, мелкие, до 1.7 мм дл. и 1.5 мм шир., в очертании сбоку асимметричные, широкоэллиптические или овальные; бугорки спермодермы плоские, в очертании неопределенной формы. Цв. и пл. V—VI.

Тип: Турция («in Galatia») (B, photo!).

Растет на каменистых слабозадерненных склонах, на лишенных растительности осыпях, в среднем горном поясе на высоте 300—2000 м над ур. м.

Географическое распространение в СССР: юго-западная часть Грузинской ССР (см. рисунок).

Географическое распространение за пределами СССР: центральная и восточная Турция, Иран (Parsa, 1951: 1012), Северная Сирия (Simmler, 1910: 69).

Примечание. I. Hedge (1961) пытался осуществить разделение вида на 3 подвида (для территории Турции). Поскольку признаки подвидов, указанные автором, на наш взгляд, не являются существенными, мы не склонны их различать.

ЛИТЕРАТУРА

Горшкова С. Г. Род Мыльнянка — *Saponaria* L. — В кн.: Флора СССР, т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 861—869. — *Boissier E.* Flora orientalis, vol. 1. Basileae, Genevae, 1867. 1018 p. — *Grisebach A.* Spicilegium florae rumelicae et bithynicae exhibens synopsin plantarum quas aest. 1839 legit auctor, vol. 1. Brunsvigae, 1843. 408 p. — *Hedge I. C.* Materials for a Flora Turkey: V. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 1961, vol. 23, N 4, p. 547—558. — *Parsa A.* Flore de l' Iran, vol. 1. Teheran: Danesh, 1951. 1708 p. — *Pax F. Saponaria* L. — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd 3, Hf 1b. Leipzig, 1889, S. 365—367. — *Pax F.*, *Hoffmann K. Saponaria* L. — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien, Aufl. 2, Hf 16 c. Leipzig, 1934, S. 361—363. — *Seringe N. C. Saponaria* L. — In: *Candolle A. P. de.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, vol. 1. Paris, 1824, p. 365—367. — *Simmler G.* Monographie der Gattung *Saponaria.* Wien, 1910. 77 S. — *Willdenow C. L.* Enumeratio plantarum Horti regii Botanici Berolinensis. Berolini, 1809. 592 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 IX 1983.

УДК 582.542.1

Бот. журн., т. 69, № 4

Л. К. Иванюкович

ОБЗОР ВИДОВ СЕРИИ *DURRA* РОДА *SORGHUM* (*POACEAE*)

L. K. IVANYUKOVICH. SPECIES SURVEY OF THE SERIES *DURRA* OF THE GENUS *SORGHUM (POACEAE)*

Серия включает четыре вида: *Sorghum durra*, *S. cernuum*, *S. subglabrescens*, *S. rigidum*. При работе с видами этой серии использованы живая и гербарная коллекция Всесоюзного института растениеводства (ВИР) и типовой материал из гербариев Ботанического сада в Кью (Англия), Ботанического института при Университете г. Флоренции (Италия) и Ботанического музея университета г. Копенгагена (Дания). Морфологические отличия и существование четко очерченных ареалов свидетельствуют об их самостоятельности. Приводятся ключ для определения видов, синонимика, описание, указан ареал.

Sorghum Moench ser. *Durra* (Snowd.) Ivanjuk. et Doron. comb. et stat. nov. — *Sorghum* sect. *Eusorghum* Stapf subsect. *Arundinacea* Snowd. ser. *Sativa* Snowd. subser. *Durra* Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 248. — Метелки чаще густые, прямостоячие или поникающие, с войлочно-опушенными или волосистыми веточками. Обоеполые колоски широкояйцевидные, обратнояйцевидные, обратнояйцевидно-эллипсоидальные, ромбовидные, шестиугольные. Колосковые чешуи тонкие и бумажистые или толстые и губчатые, часто поперечно сморщенные и сжатые на середине, или только нижняя колосковая чешуя при цветках отличается сильно жилковатой травянистой верхушкой. Зрелые зерновки длиннее колосковых чешуй или равны им и хорошо отделяются от последних. Колоски на ножках обычно неопадающие.

Тип: *S. durra* (Forssk.) Stapf.

1. Нижние колосковые чешуи обоеполых колосков кожистые вплоть до середины или выше, не сморщенные поперечно и не сдавленные на середине . . 2.

+ Нижние колосковые чешуи обоеполых колосков тонкие и бумажистые по всей длине, часто отчетливо поперечно морщинистые и сдавленные около середины, редко толстые и губчатые в нижней половине . . . . . . 3.

2. Мужские колоски опадающие, их ножки 3—5 мм дл. Обоеполые колоски 6—8 мм дл., 3.5—5.5 мм шир., обратнояйцевидно-эллипсоидальные или обратнояйцевидные, почти голые. Нижние цветковые чешуи с остью до 14 мм дл. Зерновки короче слегка расходящихся колосковых чешуй . . . . 4. *S. rigidum.*

+ Мужские колоски неопадающие, ножки их 0.5—2 мм дл. Обоеполые колоски 4.5—6 мм дл., 2.5—6 мм шир., обратнояйцевидно-эллипсоидальные до ромбовидных, опушенные на верхушках и с боков. Нижние цветковые чешуи заостренные или с остью до 12 мм дл. Зерновки равны колосковым чешуям или часто длиннее их . . . . 1. *S. durra.*

3. Обоеполые колоски широкояйцевидные до обратнояйцевидных, беловатые от густого опушения по всей длине. Зерновки обычно сильно сжатые и и уплощенные, так что их ширина (на поперечном срезе) в 2 раза больше толщины, выставляющиеся из колосковых чешуй на $^1/_4$ часть . . . . 2. *S. cernuum:*

+ Обоеполые колоски обратнояйцевидно-продолговатые до шестиугольных, опушенные только на $^2/_3$ от верхушки. Зерновки с закругленной верхушкой, клинообразные у основания и сжатые так, что их ширина (на поперечном срезе) в 1.5 раза больше толщины, выставляющиеся из колосковых чешуй почти на $^1/_2$ . . . . 3. *S. subglabrescens.*

1. *S. durra* (Forssk.) Stapf, 1934, in Prain, Fl. Trop. Afr. 9 : 129; Broun and Massey, 1929, Fl. Sudan : 444; Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 249; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 187; Цвелев, 1976, Злаки СССР : 699. — *Holcus durra* Forssk. 1775, Fl. Aegypt. Arab. : 174. — *Andropogon sorghum* ssp. *sativus* var. *durra* (Forssk.) Hack. 1889, in A. DC. Monogr. Phaner. 6 : 516; Durand et Schinz, 1894, Consp. Fl. Afr. 5 : 725. — Сорго хлебное.

Метелка 5—25 см дл. 4—12 см шир., очень густая, редко рыхлая, яйцевидная, эллипсоидальная или продолговатая; веточки опушенные, в основаниях и узлах волосистые. Обоеполые колоски при плодах, 4.5—6 мм дл., 2.5—6 мм шир., обратнояйцевидно-эллипсоидальные, широко-обратнояйцевидные или ромбовидные. Нижние колосковые чешуи вплоть до $^1/_2$ или $^2/_3$ длины от основания кожистые, без поперечных морщин, выше — травянистые; войлочно-опушенные, особенно на верхушках и с боков, с широкой сильно жилковатой верхушкой, при плодах соломенноокрашенные, серые, темно-желтые, красные, черные. Нижняя цветковая чешуя от слабо до густоопушенной, заостренная или с остью до 12 мм дл. Зерновки 4—6 мм дл., 2.5—6 мм шир., эллипсоидальные, обратнояйцевидно-эллиптические, обратнояйцевидные, почти шаровидные, с широкой закругленной верхушкой, выпуклые со спинной и брюшной сторон, более сжатые у клиновидного основания, белые, желтые, красные; контур зародыша эллиптический, превосходящий середину длины зерновки. Колоски на ножках ланцетные, неопадающие, обычно мужские, иногда бесполые и редуцированные.

Описан по культивируемым экземплярам из Египта (Ассуан).

S. durra издавна широко возделывается в Африке в бассейне Нила, главным образом в Судане, Эфиопии, Египте (Snowden, 1936; Burkill, 1937). О возделывании *S. durra* в Судане с древних времен свидетельствует тот факт, что в Танкази возле некрополя позднемероитской эпохи (VIII—VII вв. до н. э.— IV в. н. э.) были обнаружены остатки этого сорго (Кацнельсон, 1970). Из Африки *S. durra* был завезен в Индию, Пакистан, на Ближний Восток, а в начале нашего века — в США, Европу, Японию. Он отличается исключительной жаро- и засухоустойчивостью и приурочен к районам, где выпадает всего 375—625 мм осадков или применяется искусственное орошение. Используется для получения муки и редко — для производства пива.

2. *S. cernuum* (Ard.) Host, 1809, Gram. Austr. 4 : 2, tab. 3; Stapf, 1934, in Prain, Fl. Trop. Afr. 9 : 136; Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 251; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 205; Цвелев, 1976, Злаки СССР : 700. — *Holcus cernuus* Ard. 1786, in Saggi, Sci. Lett. Acad. Padova, 1 : 128, tab. 3, fig. 1—2. — *H. sorghum* L. 1753, Sp. Pl. : 1047, p. p. — *Sorghum vulgare* Pers. 1805, Syn. Pl. 1 : 101, p. p., excl. var. *bicolor* et var. *rubens*. — *Andropogon sorghum* var. *cernuus* Koern. et *truchmenorum* Koern. 1885, Handb. Getreideb. : 314, 315. — *A. sorghum* var. *cernuus* (Ard.) Hack. 1889, in A. DC. Monogr. Phaner. 6 : 515, p. p.; Durand et Schinz, 1894, Consp. Fl. Afr. 5 : 724. — Сорго поникающее, джугара, белая дурра.

Метелка 5—30 см дл., 4—15 см шир., очень густая, реже рыхлая, яйцевидная или продолговатая, прямостоячая или вниз направленная; веточки вверху жестко опушенные, внизу мягко опушенные или волосистые. Обоеполые колоски 4—6 мм дл., 3.5—4.5 мм шир., при плодах, широкояйцевидные или обратнояйцевидно-продолговатые, светло- или темно-желтые, изредка красные или черные. Колосковые чешуи одинаковой длины, тонкие и бумажистые на всей поверхности или изредка ниже середины толстые и губчатые, часто на середине поперечно сжатые и сморщенные; опушенные по всей длине или голые только внизу. Нижняя колосковая чешуя с крупной, травянистой, сильно жилковатой верхушкой. Нижние цветковые чешуи умеренно или густо опушенные, с остью 6—12 мм дл. Зерновки 3—5 мм дл. и шир., эллипсоидальные или шаровидные (иногда яйцевидные или обратнояйцевидные), сильно сжатые со спинной и брюшной сторон, выставленные из колосковых чешуй, но иногда в длину равные последним, белые, светло-желтые, ярко-желтые или красные; контур зародыша эллиптический, обычно превышает $^2/_3$ длины от основания зерновки. Изредка в обоеполых колосках располагаются по две зерновки. Колоски на ножках 3.5—7 мм дл., ланцетные, линейно-продолговатые, неопадающие, мужские или бесполые, редуцированные. Стебли бывают сладкими и сочными.

Описан по культивируемым экземплярам из Италии, по-видимому, происходящим из Средней Азии.

Этот вид менее широко распространен, чем *S. durra*. Он возделывается в условиях жаркого, сухого климата: в странах Северной Африки (Марокко, Алжир, Тунис, Ливия), Передней Азии, Индии, в некоторых районах Афганистана. В Южной Европе вид начали культивировать в начале XVIII в. в ботанических садах, а в США его интродуцировали в 1874 г., причем формы с хорошо удерживаемыми в колосковых чешуях зерновками, что представляло огромную ценность для сухих и ветреных американских равнин (Ball, 1910). Вид *S. cernuum* одно время широко возделывался в Египте, а затем был вытеснен видом *S. durra*. Вид очень засухоустойчив, о чем свидетельствует тот факт, что в Индии он возделывается в самых засушливых районах (Rangaswami, 1942).

3. *S. subglabrescens* (Steud.) Schweinf. et Aschers. 1867, in Schweinf. Beitr. Fl. Aethiop : 302; Stapf, 1934, in Prain, Fl. Trop. Afr. 9 : 137; Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 252; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 217. — *Andropogon subglabrescens* Steud. 1855, Syn. Pl. Glum. 1 : 393. — *A. sorghum* ssp. *sativus* var. *subglabrescens* (Steud.) Hack. 1889, in A. DC. Monogr. Phaner. 6 : 519; Durand et Schinz, 1894, Consp. Fl. Afr. 5 : 726. — Сорго оголяющееся.

Метелка 35 см дл., 12 см шир., рыхлая или густая, яйцевидная, эллипсоидальная, продолговатая или ланцетная; ось метелки более или менее волосистая и бороздчатая; веточки почти прямостоячие, иногда гибкие, шероховатые, жесткоопушенные, редко голые. Обоеполые колоски 4—6 мм дл., 4 (5) мм шир., обратнояйцевидно-продолговатые, шестиугольные, поперечно сморщенные и сжатые на середине, часто волосистые при цветках, но почти голые при плодах. Колосковые чешуи равные, тонкие и бумажистые на середине и на верхушке, почти кожистые или губчатые между серединой и верхушкой, а также у основания. Нижние колосковые чешуи с широкими, почти треугольными, заостренными верхушками, шероховатые по жилкам в верхней трети чешуи. Нижние цветковые чешуи бесцветные, хрупкие, тонкореснитчатые, обычно коротко двухлопастные с остью 5—12 мм дл. или изредка почти не разделенные на лопасти и заостренные. Зерновки 3—5 мм дл. и шир., обычно выставляющиеся из колосковых чешуй на $^1/_2$ своими закругленными верхушками; в основании клиновидные и сжатые здесь так, что их ширина (на поперечном срезе) в 1.5 раза больше толщины; белые, желтые, красные; зародыш составляет $^2/_3$ или $^3/_4$ длины зерновки. Эндосперм мучнистый повсеместно или часто стекловидный с наружной стороны. Нуцеллярный слой бесцветный или красноватого цвета. Колоски на ножках 3.5—5.5 мм дл., линейно-ланцетные, мужские или бесполые, неопадающие, красноватые у форм с красными зерновками.

Описан по культивируемым экземплярам из Эфиопии. (Тип: «Abyssinia: hillsides above Jelajeranne, Schimper 623»).

S. subglabrescens широко возделывается в северо-восточной Африке (Эфиопии и Сомали). Согласно I. Burkill (1937), этот вид сформировался в восточной части Эфиопии.

Рассматриваемый вид распространен в Эфиопии, Сомали, Малави, странах Ближнего Востока, в Индии.

4. *S. rigidum* Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 248; idem, 1936, Cultiv. Races *Sorghum* : 185. — Сорго жесткое.

Метелка 20—35 см дл., 7—10 см шир., ланцетная или продолговатая, ось соцветия прямая, бороздчатая, шероховатая только вверху; веточки почти прямостоячие. Сидячие колоски 6—8 мм дл., 3.5—5.5 мм шир., при плодах, обратнояйцевидно-эллипсоидальные или обратнояйцевидные, заостренные, желтоватые, а на верхушках коричневоокрашенные. Колосковые чешуи почти равной длины, кожистые в нижней половине или на $^2/_3$ от основания, при цветках более тонкокожистые, с зеленоватыми хорошо заметными жилками, при плодах с хрупкими верхушками. Нижние колосковые чешуи голые, шероховатые по жилкам, при цветках иногда сжатые чуть ниже верхушки, сильно завернутые на краях. Нижние цветковые чешуи бесцветные, от тонко- до жесткореснитчатых, с остью до 14 мм дл., опадающей при плодах. Зерновки 5.5 мм дл., закругленные на верхушках, частично охвачены колосковыми чешуями, сжатые у основания. Зародыш составляет $^4/_5$ длины зерновки, эндосперм мучнистый в центре и стекловидный с наружной стороны. Колоски на ножках 8—11 мм дл., линейно-ланцетные, мужские или иногда обоеполые (в отличие от других культурных видов), опадающие; если в них развиваются зерновки, то последние сильно редуцированы. Нижние цветковые чешуи хорошо развитые, иногда с остью.

Описан по культивируемым экземплярам из Судана. (Тип: «Blue Nile District, Kamlin, Punter 85»).

Распространен в Судане.

ЛИТЕРАТУРА

Кацнельсон И. С. Напата и Мероэ — древние царства Судана. М.: Наука, 1970. 452 с. — *Ball C. R.* The history and distribution of *Sorghum*.— U. S. Dept. Agr., Bur. Pl. Indus. Bull., 1910, N 175, p. 1—63. — *Burkill I. H.* The races of *Sorghum*. — Bul. Miscell. Inform., 1937. vol. 16, N 2, p. 112—119. — *Rangaswami A.* The grain *Sorghums* of the *Durra* group. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1942, vol. 15, N 3, p. 133—147. — *Snowden J. D.* The cultivated races of *Sorghum*. London, 1936. 274 p.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 17 V 1983.

УДК 581.9/47/ : 582.949 Бот. журн., т. 69, № 4

С. А. Тимохина

SCUTELLARIA MONGOLICA (LAMIACEAE) ВО ФЛОРЕ СССР

S. A. TIMOKHINA. ON *SCUTELLARIA MONGOLICA* (*LAMIACEAE*)
IN THE FLORA OF THE USSR

Тувинский вид *Scutellaria mongolica* в последнее время признается не всеми исследователями. На основании изучения типовых образцов и новых гербарных материалов, собранных на территории Тувинской АССР, подтверждена его видовая самостоятельность.

Обрабатывая род *Scutellaria* L. для «Определителя растений Тувинской АССР», мы обратили внимание на оригинальный вид — *Scutellaria mongolica* K. Sobol., описанный К. А. Соболевской (1951) из Тувы. При описании этого вида Соболевская (1951, 1953) указывает на его родство с *S. altaica* Fisch. ex Sweet, отмечая, что *S. mongolica* отличается от *S. altaica* более крупными цветками и почти равными между собой верхней и нижней губами венчика. Мы же заметили, что эти виды более четко различаются листовыми пластинками. У *S. mongolica* листья к основанию клиновидно сужены, на верхушке округлые, все на черешках, зубцы пластинки листа более слабо развиты и в меньшем числе, чем у *S. altaica*, имеющего округлые или слегка сердцевидные при основании листья.

При обработке рода *Scutellaria* для «Флоры СССР» С. В. Юзепчук (1954) не видел экземпляров описанного Соболевской вида. Обрабатывая сем. *Lamiaceae* Lindl. (*Labiatae* Juss.) Центральной Азии, О. В. Чернева (1970) также не видела типовых образцов *S. mongolica*. Она предположила, что *S. mongolica* близка к *S. grandiflora* Sims и, возможно, от нее не отличается.

Изучение имеющихся у нас гербарных образцов *S. mongolica* и *S. grandiflora* показало, что эти виды четко отличаются рядом признаков:

S. mongolica	*S. grandiflora*
Стеблевые листья продолговато-яйцевидные, зеленые, сверху с одиночными волосками, снизу железистые	Стеблевые листья от округлояйцевидных до продолговато-яйцевидных, с обеих сторон коротко-войлочно опушенные, серовато- или беловато-зеленые
Прицветные листья продолговато-яйцевидные, не вогнутые лодочковидно	Прицветные листья ланцетные или яйцевидно-ланцетные, лодочковидно вогнутые
Чашечка до 3 мм дл., густо железисто-волосистая	Чашечка около 2 мм дл., густо беловолосистая

На основании проведенных исследований можно сделать вывод о том, что *S. mongolica* и *S. grandiflora* — виды, хорошо различающиеся. *S. mongolica* четко отграниченный вид подсекции *Alpinae* секции *Lupulinaria*. Правильнее относить его к ряду *Oligodontae*.

Ввиду того, что по поводу трактовки вида были разногласия, вызванные в первую очередь недостатком материала, мы считаем необходимым привести дополнительный диагноз вида, составленный с учетом новых сборов.

Scutellaria mongolica K. Sobol. 1951, Бот. мат. (Ленинград) 14 : 49; Юзепчук, 1954, Флора СССР, 20 : 185. — *S. grandiflora* auct. non Sims: Чернева, 1970, Раст. Центр. Азии, 5 : 17, p. p.

Стебли в числе нескольких, приподнимающиеся или лежачие, коричневато-фиолетовые или зеленые, покрытые мелкими, книзу отклоненными и прилегающими волосками и, кроме того, длинными, тонкими, белыми, отстоящими волосками. Листья зеленые, продолговато-яйцевидные или яйцевидные, на черешках, при основании клиновидно суженные, на верхушке округлые, снизу железистые, сверху и снизу по жилкам опушены короткими редкими волосками. Цветки в плотных соцветиях, по отцветании значительно удлиняющихся.

Прицветники по краям реснитчатые. Чашечка железисто-волосистая. Венчик темно-голубой, опушенный, 25—30 мм дл. Орешки около 2 мм дл. VI—VII.

Растет на песках, каменистых склонах, в зарослях кустарников в долине р. Каа-Хем. Эндемик Тувы.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, долина р. Каа-Хем, пески, 29 VI 1946, К. Соболевская, О. Сергеева (изотип); там же, по скалистому правому берегу р. Малый Енисей, 1 VIII 1975, И. Красноборов, С. Лигус (топотип); там же, окр. с. Бояровка, о. Шанский, берег реки, 12 VII 1979, Л. Пожарова, А. Агафонов; там же, окр. с. Сарыг-Сеп, остров на р. Каа-Хем, заросли кустарников, 18 VII 1979, М. Фигурова, Ю. Швец.

ЛИТЕРАТУРА

Соболевская К. А. Новые виды растений во флоре Тувинской автономной области. — Бот. материалы (Ленинград), 1951, т. 14, с. 48—52. — *Соболевская К. А.* Конспект флоры Тувы. Новосибирск: Изд.Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1953. 246 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с.—*Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чернева О. В.* Семейство *Labiatae* Juss. — В кн.: Растения Центральной Азии, т. 5. Л.: Наука, 1970, с. 9—95. — *Юзепчук С. В.* Род Шлемник — *Scutellaria* L. — В кн.: Флора СССР, т. 20. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 72—225.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 21 IX 1982.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998.(571.52)

**И. М. Красноборов, В. М. Ханминчун, А. А. Красников,
Д. Н. Шауло**

НОВЫЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE* ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

I. M. KRASNOBOROV, V. M. KHANMINCZUN, A. A. KRASNIKOV, D. N. SCHAULO. NEW SPECIES OF THE FAMILY *ASTERACEAE* FROM TUVA ASSR

Приводятся диагнозы трех новых для науки видов *Taraxacum tuvense*, *T. sangilense* и *Hieracium tuvinicum*, описанных из Тувинской АССР.

Во время работы над «Определителем растений Тувинской АССР» проведены многочисленные флористические сборы в разных местах республики. Особенно интересными оказались ее юго-восточные и юго-западные районы, непосредственно граничащие с пустынно-степными пространствами Монголии. Здесь в местах широкого распространения карбонатных горных пород, особенно на нагорье Сангилен, зарегистрировано большое число редких и эндемичных видов. В гербарных материалах из этих мест обнаружено два необычных вида рода *Taraxacum* Wigg., собранных в 1973 г. в цветущем состоянии и с незрелыми семянками. Позднее в юго-западной Туве на хр. Чихачева были собраны образцы, не отличимые от одного из них, но со зрелыми семянками. Характерной особенностью этих одуванчиков является темно-серая окраска листочков обертки корзинки, что свойственно центрально-азиатским видам одуванчика, описанным H. Dahlstedt (1926).

Необычный вид из рода *Hieracium* L. нам удалось наблюдать еще в 60-х годах, когда мы работали над флорой Западного Саяна. Во время работы в Туве количество материала по этому виду существенно увеличилось. Образцы, собранные со значительной территории юга Средней Сибири, имеют устойчивые признаки, габитуально похожи на виды секции *Vulgata* Fries, но по облиственности стебля и отсутствию прикорневых листьев ближе стоят к видам секции *Tridentata* Fries, включающей в основном европейские и кавказские виды. Они четко отличаются от близкого *H. bichloricolor* (Ganesch. et Zahn) Juxip, описанного из Иркутской обл.

Изучение гербарных сборов в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, а также коллекций Томского государственного университета и Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР и литературы по этим родам убеждает нас, что мы имеем дело с новыми для науки видами.

Taraxacum tuvense Krasnob. et A. Krasnikov sp. nov. — Planta perennis, glabra, 10—25 (35) cm alta. Collum radicale residuis fuscis petiolorum foliorum tectum. Tomentum fuscum in axillis foliorum deest. Folia lanceolata, 10—15 cm longa, 1.5—2.5 cm lata, pinnatilobata ad pinnatisecta, lobis vulgo deorsum directis, petiolis 1.5—2.5 cm longis, violaceis. Scapi pauci, 10—25 cm longi, sub anthesi foliis sesqui-duplo longiores. Calathidia 8—10 mm lata, 11—12 mm longa. Involucri phylla atro-grisea, omnia (tam interiora quam exteriora) manifeste corniculata, exteriora interioribus appressa, ovata, 5—6 mm longa, margine paleacea et superne vix violacea, interiora late lanceolata, margine paleacea, apice violacea. Flores pallide flavi, glabri, ligulis exterioribus extus striis nigro-violaceis notatis; flores ligulati calathidiorum nonnullorum siccati vix violascentes. Stigma flavo-

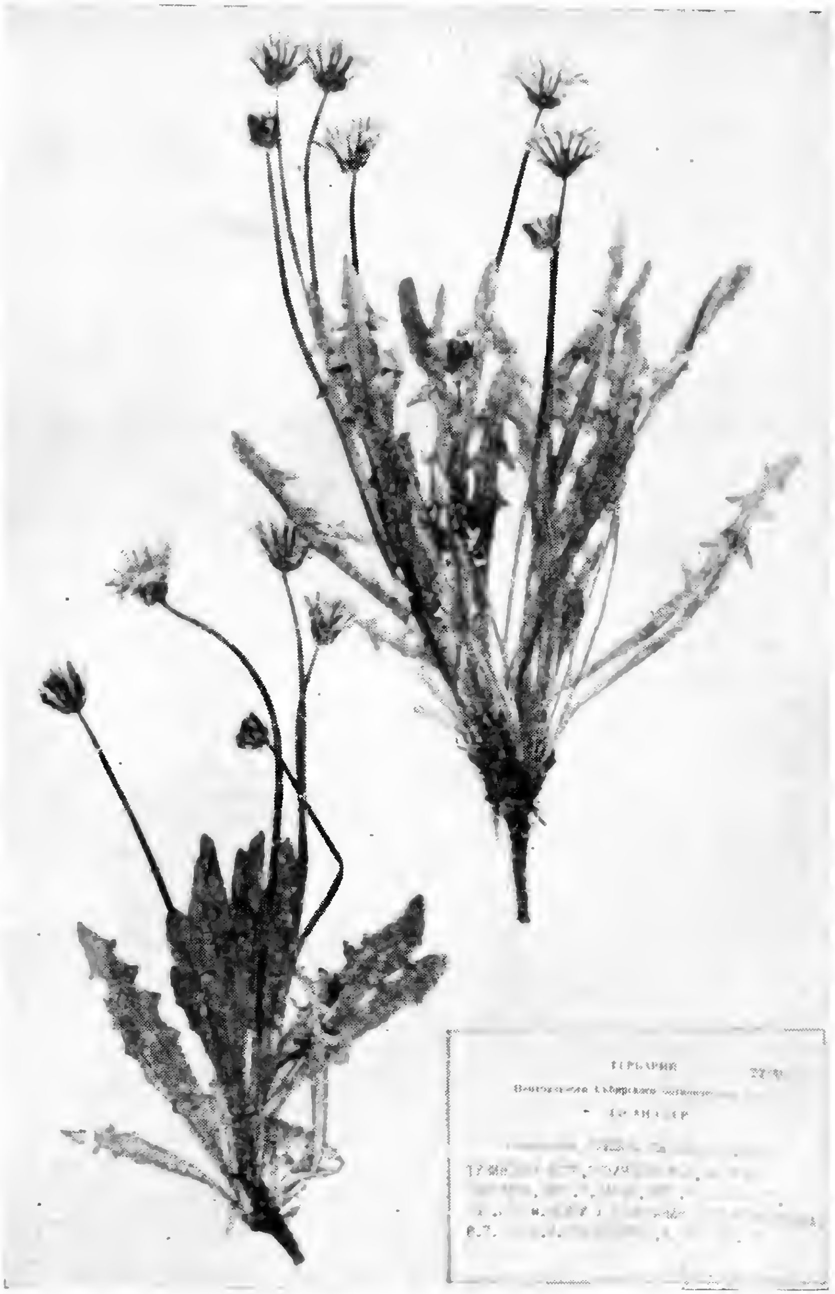


Рис. 1. *Taraxacum tuvense* по экземпляру: Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Нарын, верховье ручья Хап-Суг, 2300 м над ур. м., осыпи у основания скал известняка, 8 VII 1973, И. Красноборов, М. Сакович (тип!).

griseum. Ovarium ca 1.5 mm longum, secus costulas ab apice ad $^2/_3$ longitudinis tuberculatum. Pappus ca 6 mm longus, albus (fig. 1).

Typus: RSSA Tuva, distr. Erzin, planities elata Sangilen, in fluxu superiore fl. Naryn, 2300 m s. m., in schistosis ad pedes rupium calcarearum, 8 VII 1973, I. Krasnoborov, M. Sakovicz (NS, isotypus LE).

Affinitas. Species nostra *T. hyparctico* Dahlst. affinis est, a quo tamen foliis breviter petiolatis pinnatilobatis ad pinnatisecta, scapis sub anthesi foliis duplo longioribus, calathidiis minoribus (11—12 mm, nec 13—15 mm longis), involucri phyllis tam interioribus quam exterioribus corniculatis differt.

Многолетнее голое растение 10—25 (35) см выс. Корневая шейка покрыта бурыми остатками черешков листьев. Бурый войлок в пазухах листьев отсутствует. Листья ланцетовидные, 10—15 см дл. и 1.5—2.5 см шир., перистолопастные до перисторассеченных, с лопастями, обычно направленными вниз, и фиолетовыми черешками 1.5—2.5 см дл. Цветочных стрелок несколько, 10—25 см дл., в фазе цветения в 1.5—2 раза длиннее листьев. Корзинки 8—10 мм шир., 11—12 мм дл. Листочки обертки темно-серые, и наружные, и внутренние с развитыми рожками. Наружные прижаты к внутренним, яйцевидные, 5—6 мм дл., по краю пленчатые и в верхней части с фиолетовым оттенком, внутренние широколанцетные, по краю пленчатые, у верхушки также фиолетовые. Цветки светло-желтые, голые. Наружные язычки с внешней стороны с чернофиолетовыми полосками. Язычковые цветки некоторых корзинок при высушивании приобретают фиолетовый оттенок. Рыльце желто-серое. Завязь около 1.5 мм дл., по ребрам с бугорками на протяжении верхних $^2/_3$ длины. Хохолок около 6 мм дл., белый (рис. 1).

Тип: Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Нарын, 2300 м над ур. м., осыпи у основания скал известняка, 8 VII 1973, И. Красноборов, М. Сакович (NS, изотип LE).

Родство. От близкого вида *T. hyparcticum* Dahlst. отличается короткочерешковыми, перистолопастными до перисторассеченных листьями, цветочными стрелками, которые в фазе цветения в 2 раза длиннее листьев, более мелкими (11—12, а не 13—15 мм дл.) корзинками и наличием рожек как на наружных, так и на внутренних листочках обертки.

Taraxacum sangilense Krasnob. et V. Khan. sp. nov. — Planta perennis, glabra, ad 25 cm alta. Radix atro-fusca, collo radicali 3—6 mm crassi, residuis petiolorum foliorum anni praeteriti tecto. Folia longe petiolata, petiolis laminae aequilongis vel ea sublongioribus, plerumque violaceis, laminis lanceolatis, 3—5 (7) cm longis, 0.5—1 cm latis, medio vel vix supra latissimis, integerrimis, interdum sparse dentatis vel subsinuato-dentatis, basi longe attenuatis, tomento fusco in axillis nullo. Scapi 1—2 (4), foliis aequilongi vel eis sesqui longiores, ut folia glabri, tenues, flexuosi, basi violacei. Calathidia 7—10 mm lata, 10—12 (14) mm longa. Involucri phylla levia, atro-grisea, glaucescenti-pruinosa, distincte paleaceo-marginata, exteriora accumbentia (in fructibus patula), elliptica, apice interdum in apiculum obtusum vix violaceum abrupte attenuata, interioribus linearibus vel lanceolatis apiculo vix fimbriatis margine violaceis sesqui-duplo breviora, omnia obtuse corniculata. Petala flava, exteriora extus atro-cerasina, 9 mm longa. Stylus 7 mm longus, parte superiore unacum stigmate breviter pilosa, atro-colorata. Achenia pallide grisea, 5 mm longa (pyramide inclusa), in pyramidem sensim abeuntia, levia vel apice solitarie obtuse muriculata, rostro 4—5 mm longo, pappi pilis 5—5.5 mm longis albis. 2n=32 (fig. 2).

Typus: RSSA Tuva, distr. Erzin, elevatio Sangilen, in fluxu fl. Naryn, 2350 m s. m., in betuletis (*Betula rotundifolia*), 12 VII 1973, I. M. Krasnoborov, L. Daniljuk (NS, isotypus LE).

Affinitas. Species *T. tundricolae* Hand.-Mazz. affinis, a quo collo radicali fusco-squamoso, foliis integerrimis vel subintegerrimis, involucri phyllis membranaceis corniculatis, exterioribus longioribus quam interiora sesqui-duplo brevioribus, floribus ligulatis externis extus atro-cerasinis necnon acheniis griseis differt.

Многолетнее голое растение до 25 см выс. Корень темно-бурый; корневая шейка 3—6 мм толщ., с бурыми остатками черешков листьев прошлых лет. Листья длинночерешковые. Черешки по длине равны пластинке листа или несколько длиннее ее, обычно фиолетовые. Пластинки листа ланцетовидные, 3—5 (7) см дл. и 0.5—1 см шир., с наибольшей шириной в средней части или слегка выше, цельнокрайные, иногда с редкими зубцами или слабо выемчато-зубчатые, при основании длинно оттянутые. Бурый войлок в пазухах листьев отсутствует. Цветочные стрелки в числе 1—2 (4), равные листьям или превышающие их в 1.5 раза, как и листья, голые, тонкие, извилистые, у основания фиолетовые. Корзинки 7—10 мм шир., 10—12 (14) мм дл. Листочки обертки гладкие, темно-серые с сизоватым налетом и отчетливо пленчатым краем. Наружные листочки обертки прилегающие (при плодах слегка отстоящие), эллиптические, на верхушке иногда вдруг оттянутые в тупой кончик, имеющий фио-

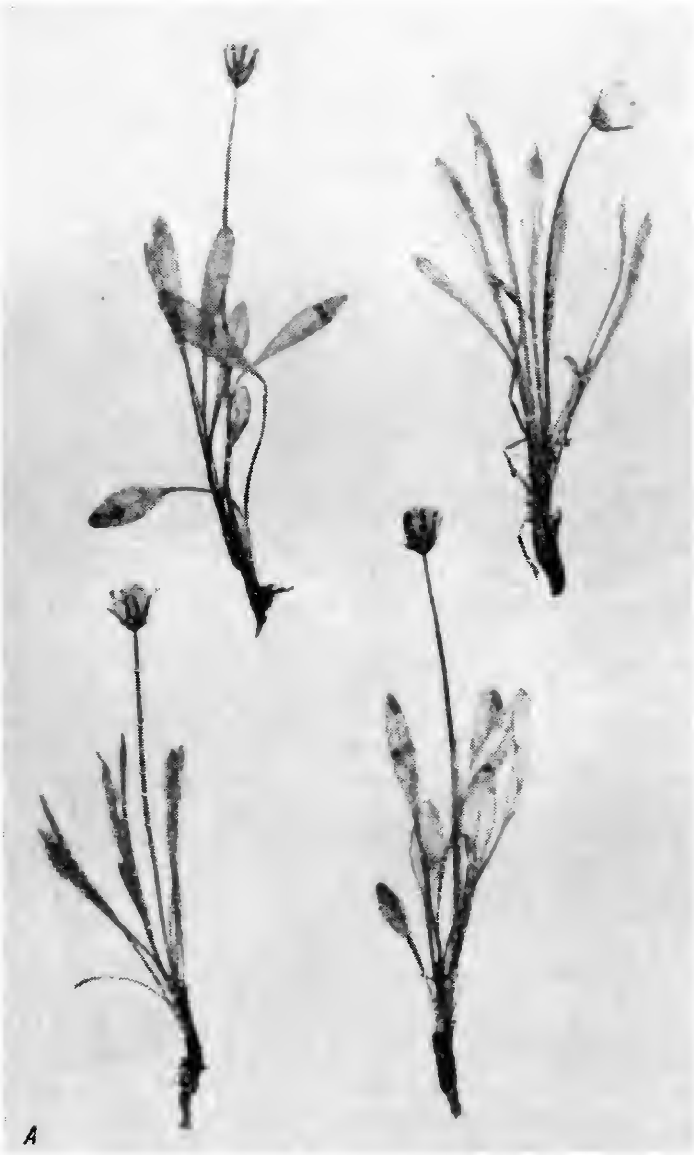


Рис. 2. *Taraxacum sangilense* по экземплярам:

А — Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Нарын, 2350 м над ур. м., ерники, 12 VII 1973, И. Красноборов, Л. Данилюк (тип!).

летовый оттенок, в 1.5—2 раза короче внутренних линейных или ланцетовидных на кончике слегка бахромчатых и с фиолетовой окраиной. Как наружные, так и внутренние листочки обертки с небольшими тупыми рожками. Лепестки желтые, наружные с внешней стороны темно-вишневые, 9 мм дл. Столбик 7 мм дл. Верхняя часть столбика и рыльце коротковолосистые, темноокрашенные. Семянки светло-серые, 5 мм дл. (вместе с пирамидкой), незаметно переходящие в пирамидку, гладкие или с единичными тупыми бугорками у вершины. Носик 4—5 мм, волоски летучки 5—5.5 мм дл., белые. 2n=32 (рис. 2).

Тип: Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Нарын, 2350 м над ур. м., ерники, 12 VII 1973, И. Красноборов, Л. Данилюк (NS, изотип LE).

Паратипы (paratypi): Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. пос. Кызыл-Хая, гора Монгун-Тайга, 2500 м над ур. м., альпийская лужайка на берегу реки, 11 VIII 1980, В. Ханминчун, Н. Здобнина, Ю. Полев; там же, 2400 м над ур. м., по берегу реки, 3 VIII 1982, И. Красноборов.

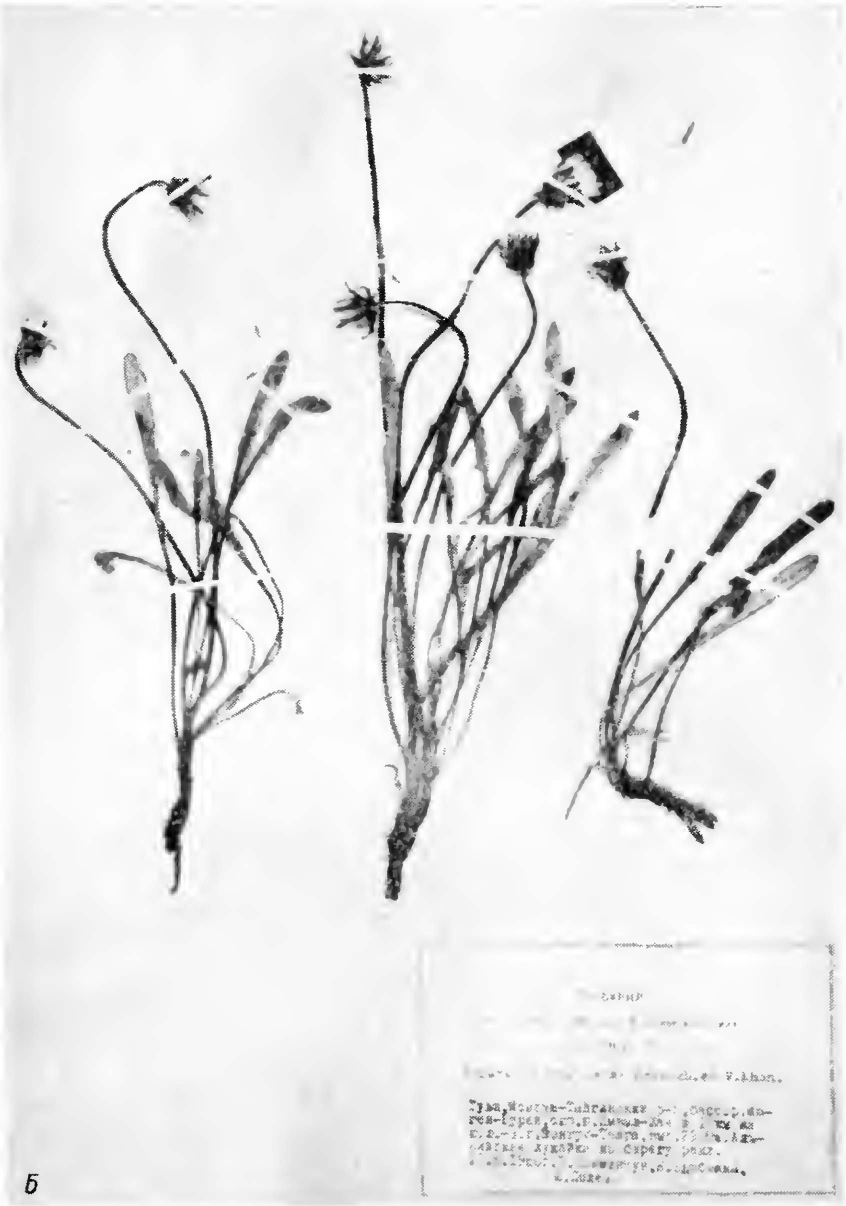


Рис. 2 (*продолжение*).

Б — Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, бассейн р. Моген-Бурен, окр. пос. Кызыл-Хая, в 10 км на юго-юго-запад, гора Монгун-Тайга, 2500 м над ур. м., альпийская лужайка на берегу реки, 11 VIII 1980, В. Ханминчун, Н. Здобнина, Ю. Полев (паратип!).

Родство. Вид близок к *T. tundricola* Hand.-Mazz., от которого отличается корневой шейкой, покрытой бурыми чешуями, цельнокрайными или почти цельнокрайными листьями, перепончатыми листочками обертки с рожками, более длинными наружными листочками обертки, которые в 1.5—2 раза короче внутренних, и темно-вишневыми полосками на наружной стороне внешних язычковых цветков и серыми семянками.

Hieracium tuvinicum Krasnob. et Schaulo sp. nov. — Planta perennis. Caulis 40—55 cm altus, basi 1.5—2 mm in diam., triente inferiore violaceus, totus pilis ramosis sparsis et simplicibus paucis obsitus. Folia radicalia sub anthesi nulla; caulina 6—8 (coëfficiens foliationis 0.20), regulariter disposita, lanceolata (8 : 1); media 13—15 cm longa, 16 mm lata, sessilia, inferiora in petiolum attenuata; omnia dimidio inferiore inaequidentata, dentibus magnis, nonnullis ad 5—7 mm

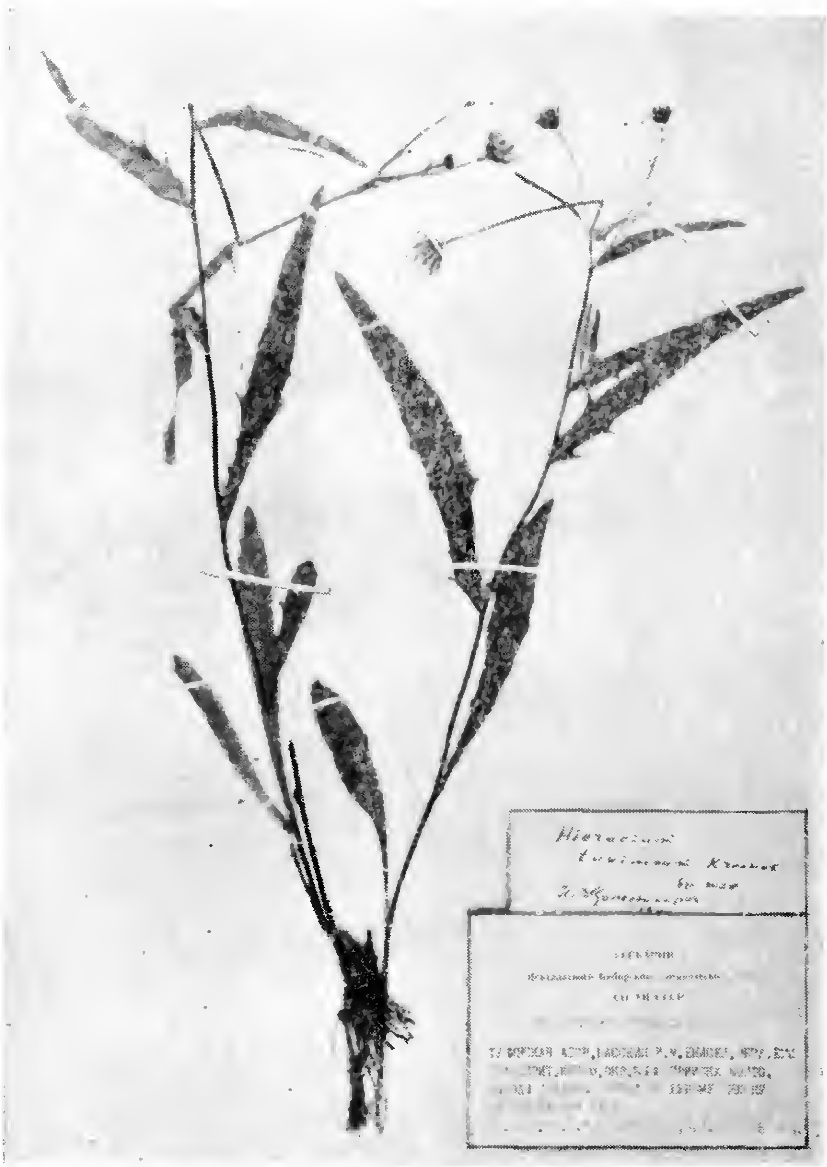


Рис. 3. *Hieracium tuvinicum* по экземпляру: Тувинская АССР, бассейн р. Малый Енисей. верховье его правого притока Копто, окр. бывшего прииска Копто, выходы скальных пород по южному склону в лиственничном лесу, 18 VII 1975, И. М. Красноборов, И. И. Красноборов (тип!).

longis, supra viridia, pilis ramosis paucis et simplicibus paucioribus tecta, subtus pallide viridia, pilis ramosis et simplicibus modice (secus nervos densius) tecta. Inflorescentia e calathidiis (1) 3—5 formata, paniculata. Pedunculi ob pilos ramosos, pilis simplicibus glandulosisque intermixtis subtomentosi. Involucri 8—10 mm longi; phylla pilis simplicibus glandulosisque sparsis et basi tantum ramosis tecta. Stigmata obscura. Achenia 2.5 mm longa, 0.6 mm in diam., atro-cerasina, inflexa. Pappus 4—5 mm longus (fig. 3).

Typus: RSSA Tuva, in fluxu superiore fl. Kopto (affluxionis fl. Enissej Minoris), in viciniis fodinae derelictae Kopto, ad rupes denudatas in declivi australi; in lariceto, 18 VII 1975, I. M. Krasnoborov, I. I. Krasnoborov (NS, isotypus LE).

Affinitas. Species *H. laevigato* Willd. in Europa crescenti affinis, a quo tamen minutie, foliis caulinis paucioribus, caule superne nec tomentoso, calathi-

diis in inflorescentia paucioribus, involucri phyllis acutatis, stigmatibus obsuris differt. A specie parabaikalica *H. bichloricolore* (Ganesch. et Zahn) Juxip coëfficiente foliationis altiore, foliis viridibus magnidentatis (dentibus interdum ad 0.5—0.7 cm longis) necnon habitu magis xeromorpho differt.

Многолетнее растение. Стебель 40—55 см выс., у основания 1.5—2 мм в диам., в нижней трети фиолетовоокрашен, на всем протяжении скудно покрыт простыми и рассеянными ветвистыми волосками. Прикорневые листья во время цветения отсутствуют; стеблевые в числе 6—8 (коэффициент облиственности 0.20), равномерно расставлены по стеблю, ланцетные (8 : 1); средние 13—15 см дл. и 16 мм шир., сидячие, нижние оттянуты в черешок. Все листья в нижней их половине неравно крупнозубчатые (некоторые зубцы до 5—7 мм дл.), с верхней стороны зеленые, скудно покрыты ветвистыми и еще реже простыми волосками. С нижней стороны листья светло-зеленые, умеренно (по жилкам более густо) покрыты простыми и ветвистыми волосками. Соцветие из (1) 3—5 корзинок, метельчатое. Цветоносы почти войлочные от ветвистых волосков с очень редкими простыми и железистыми волосками. Обертки 8—10 мм дл.; листочки их с рассеянными простыми и железистыми и только у основания ветвистыми волосками. Рыльца темные. Семянки 2.5 мм дл., 0.6 мм в диам., темно-вишневые, изогнутые. Хохолок 4—5 мм дл. (рис. 3).

Тип: Тувинская АССР, верховье р. Копто (приток Малого Енисея), окр. бывшего прииска Копто, выходы скальных пород по южному склону в лиственничном лесу, 18 VII 1975, И. М. Красноборов, И. И. Красноборов (NS, изотип LE).

Паратипы (paratypi): Тувинская АССР, западный склон хр. Академика Обручева, бассейн р. Тапса, верх ее правого притока Кара-Хем, окр. бывшего прииска Кара-Хем, 1600 м над ур. м., ерники по кедровому редколесью, 15 VII 1974, И. Красноборов, В. Ханминчун; там же, голые каменистые отвалы прииска Копто, 17 VII 1974, И. Красноборов, В. Ханминчун; Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, верховье р. Кара-Адыр (бассейн р. Чадан), 1600 м над ур. м., лиственничник разнотравный по южному склону, 17 VIII 1977, И. Красноборов, А. Красников; там же, 1800 м над ур. м., лиственничник зеленомошник голубичный по восточному склону у гребня хребта, 19 VIII 1977, И. Красноборов, А. Красников; там же, 1600 м над ур. м., лиственничный лес зеленомошно-брусничный по восточному склону, 19 VIII 1977, И. Красноборов, А. Красников; Красноярский край, Западный Саян, Куртушибинский хребет, по правому берегу р. Тихой, осиново-березовый ирисовый лес, 29 VII 1979, Д. Шауло, Д. Сая; Красноярский край, Курагинский р-н, окр. дер. Черемшанки, берег р. Кызыра, 18 VII 1962, И. Красноборов, Э. Ершова.

Родство. Вид близок к европейскому *H. laevigatum* Willd., от которого отличается более мелкими размерами, меньшим числом стеблевых листьев, отсутствием войлочного опушения в верхней части стебля, небольшим числом корзинок в соцветии, заостренными листочками оберток, темными рыльцами. От прибайкальского *H. bichloricolor* (Ganesch. et Zahn) Juxip отличается более высоким коэффициентом облиственности, крупнозубчатыми (с зубцами иногда до 0.5—0.7 см дл.) зелеными листьями и более ксероморфным обликом.

ЛИТЕРАТУРА

Шишкин Б. К., Цвелев Н. Н. Род Одуванчик — *Taraxacum* Wigg. — В кн.: Флора СССР, т. 29. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 405—560. — *Юксип А. Я.* Род Ястребинка.—*Hieracium* L. — В кн.: Флора СССР, т. 30. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 732 с. — *Dahlstedt H.* Plantae Sinenses. XIV. Die Gattung *Taraxacum.* — Acta Horti Gothoburg., 1926, vol. II, S. 143—184.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 22 II 1983.

УДК 582.682 (571.62) Бот. журн., т. 69, № 4

В. М. Ван

НОВЫЙ ВИД РОДА *CORYDALIS (PAPAVERACEAE)* ИЗ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

W. M. WAN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CORYDALIS (PAPAVERACEAE)* FROM THE KHABAROVSK REGION

На территории Комсомольского государственного заповедника (Комсомольский р-н Хабаровского края) на береговых скалах р. Горин найден новый вид из рода *Corydalis*, близкий к *C. gorodkovii* и *C. magadanica.*

В мае 1981 г. в нижней части долины левого притока Амура — р. Горин, на территории Комсомольского государственного заповедника, расположенного в Комсомольском р-не Хабаровского края, на мысе Второй «Бык» мы собрали несколько плодоносящих экземпляров из рода *Corydalis* Vent., видовую принадлежность которых по этому образцу установить не удалось. В мае 1982 г. во время повторного посещения этого места, был собран достаточный материал, изучение которого показало, что найденный нами вид является новым для науки. Приводим описание этого вида.

Corydalis gorinensis Van. sp. nov. — Tuber globosum, ad 2—2.5 cm in diam. vel ovale, ad 2.5 cm longo. Folia squamiformia, apice tuberis sita, in numero 2—3, quorum unum magnum, ad 6 mm longum. Folium squamiforme caulinum unum, distans, ad 2 cm longum, in solo haud profunde dispositum. Caulis 15—30 cm altus, erectus vel arcuatim ascendens, simplex vel ramo uno ex axilla folii squamiformis caulini oriundo praeditus, parte subterranea tenui ad 5 cm longa. Lamina ambitu late triangularis, triternata, supra viridis, subtus glaucescens, segmentis late triangularibus, tenuiter petiolulatis, medio petiolulo ad 2 cm longo, lateralibus approximatis suboppositis petiolulis ad 1 cm longis, laciniatis, laciniis petiolulis secundariis praeditis vel sessilibus, ad nervum fere medium in lacinulas 3—4 lineares vel lineari-lanceolatas remotas 5—17 mm longas et 1—3 mm latas, apice rotundatas vel subacutatas dissectis. Bracteae integrae, ovatae vel ellipticae, acutatae, 6—9 mm longae, 3—5 mm latae. Racemus terminalis, 3—5 cm longus, 5—25-florus; pedicelli tenues, 10—20 mm longi, patentes. Sepala 2, cito caduca. Corolla 20—22 mm longa, subarcuata, flava, petalis exterioribus limbo bifido, apicem petali haud attingente, petalo superiore calcari breviore, limbo 4.0—4.6 mm longo, 1.1—1.2 mm lato, petalo inferiore 12—13 mm longo, limbo 4.2—5 mm longo, 1.6—1.7 mm lato, tuberculo plus minusve conspicuo medio notato, petalis interioribus intus macula atro-cerasina ornatis, 1.6—1.7 mm in diam. Calcar 11—12 mm longum, 3.0—3.5 mm latum, rectum, subascendens, obtusum. Stamina 2, antheris 3. Filamenta 3—4 mm longa. Antherae ovato-oblongae, 0.9—1.0 mm longae. Ovarium ad 5.5 mm longum, in stylum sensim abiens. Stigma orbiculari-tetragonum, ca 1 mm in diam., margine paleaceo-tuberculatum. Pedicelli fructiferi nutantes. Capsula oblongo-ovalis vel linearis, 15—20 mm longa, 3.5—4.0 mm lata, basi apiceque acutata, seminibus pro medio 7—9. Semina orbicularia, subapplanata, ad 2 mm in diam., nitida, nigra. Caruncula alba, carnosa, in sicco paleacea. Floret post medium Maji (fig.).

Typus: Prov. Chabarovsk, distr. Komsomolsk, reservatum Komsomolskense, fl. Gorin, promontorium Byk Secundus, ad abruptionem ripariam, in schistosis, 20 V 1982, V. Van (VLA, isotypi LE, MH, NSB).

Affinitas. Species nostra *C. gorodkovii* Karav. et *C. magadanicae* Khokhr. maxime affinis est, sed a *C. gorodkovii* inflorescentia magis multiflora, limbo petalorum angusto, corolla intensius flava necnon lacinulis foliorum angustioribus linearibus vel lineari-lanceolatis remotis, a *C. magadanica* inflorescentia magis elongata et minus compacta, limbo petalorum angustiore, corolla flava necnon lacinulis foliorum angustis linearibus vel lineari-lanceolatis differt.

Distributio. An species huius regionis endemica?

Клубень шаровидный, до 2—2.5 см в диам., или овальный, до 2.5 см дл. Чешуевидные листья, сидящие на верхушке клубня, в числе 2—3, один из них крупный, до 6 мм дл. Чешуевидный лист на стебле один, отстоящий, до 2 см дл., расположен неглубоко в почве. Стебель 15—30 см выс., прямостоячий или дуговидно-приподнимающийся, простой или с одной ветвью, выходящей из пазухи стеблевого чешуевидного листа. Подземная часть стебля тонкая, до 5 см дл. Пластинка в очертании широкотреугольная, трижды тройчатая, сверху зеленая, снизу сизоватая. Сегменты широкотреугольные, на тонких черешочках, центральный на черешочке до 2 см дл., боковые сближенные, почти супротивные, на черешочках до 1 см дл.; доли листьев на коротких черешочках или сидячие, почти до средней жилки рассечены на 3—4 линейные или линейно-ланцетные расставленные дольки 5—17 мм дл. и 1—3 мм шир., на верхушке округлые или слабозаостренные. Прицветники цельные, яйцевидные или эллиптические, заостренные, 6—9 мм дл. и 3—5 мм шир. Кисть верхушечная, 3—5 см дл., цветки в числе 5—25; цветоножки тонкие, 10—20 мм дл., отклоненные. Чашелистики в числе 2, рано опадающие. Венчик 20—22 мм дл., слегка дуговидно-изогнутый, желтый. Отгиб наружных лепестков состоит из двух половинок, не доходящих до верхушки лепестка. Верхний лепесток короче шпорца, с отгибом 4.0—4.6 мм дл. и 1.1—1.2 мм шир. Нижний лепесток 12—13 мм дл., с отгибом 4.2—5 мм дл. и 1.6—1.7 мм шир. и с более или менее выраженным бугром посередине. Внутренние лепестки с одним темно-вишневым пятном с внутренней стороны, 1.6—1.7 мм в диам. Шпорец 11—12 мм дл. и 3.0—3.5 мм шир., прямой, слегка вверх направленный, тупой. Тычинки в числе 2, с 3 пыльниками; тычиночные нити 3—4 мм дл. Пыльники яйцевидно-продолговатые, 0.9—1.0 мм дл. Завязь до 5.5 мм дл., постепенно переходящая в столбик. Рыльце округло-четырехугольное, около 1 мм в диам., по краю пленчато-бугорчатое. Плодоножки поникающие. Коробочка продолговато-овальная или линейная, 15—20 мм дл. и 3.5—4.0 мм шир., к основанию и вершине заостренная, семян в среднем 7—9. Семена округлые, слегка уплощенные, до 2 мм в диам., блестящие, черные. Карункула белая, мясистая, после высыхания пленчатая. Цветет во второй половине мая (см. рисунок).

Тип: Хабаровский край, Комсомольский р-н, Комсомольский заповедник, р. Горин, мыс Второй «Бык», береговой обрыв, заросшая щебнистая осыпь, 20 V 1982, В. Ван (VLA, изотипы LE, MH, NSB).

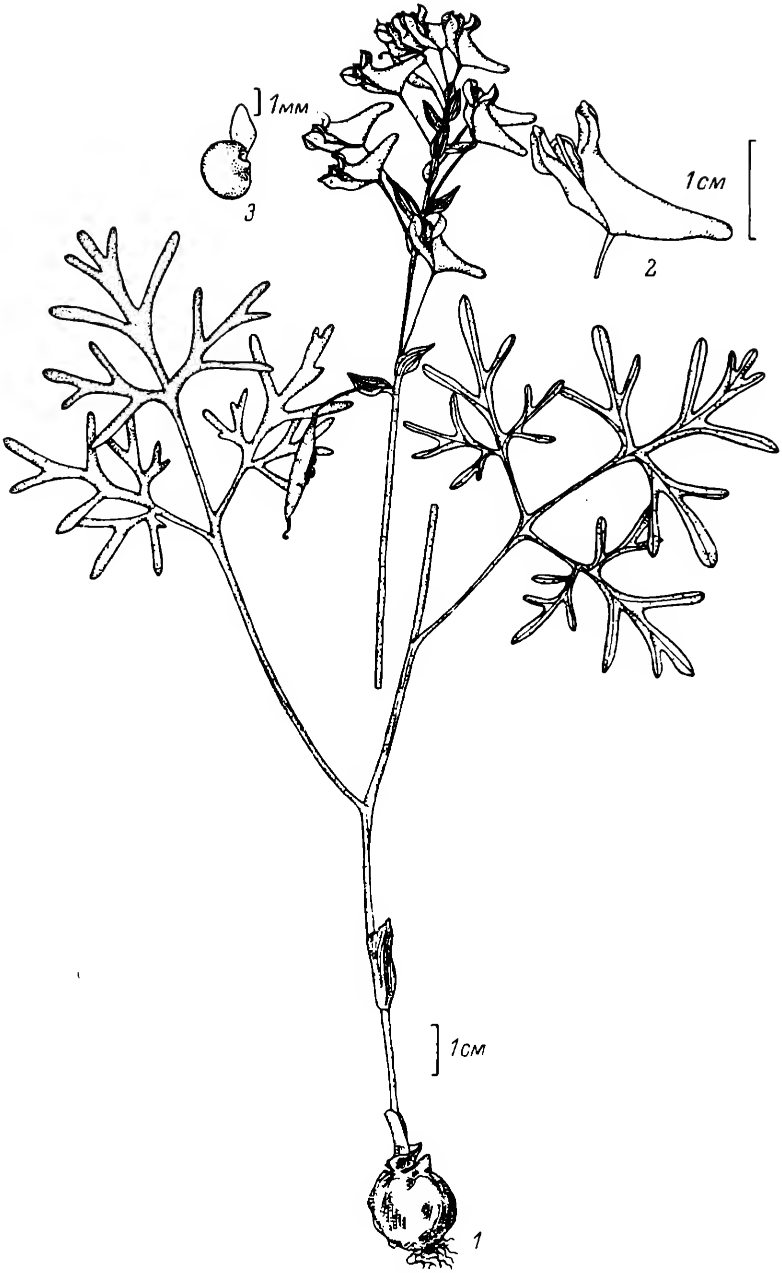
Родство. Наш вид наиболее близок к *C. gorodkovii* Karav. и *C. magadanica* Khokhr. От *C. gorodkovii* отличается более многоцветковым соцветием, узким отгибом лепестков, более интенсивной желтой окраской венчика и более узкими линейными или линейно-ланцетными расставленными дольками листьев. От *C. magadanica* отличается более удлиненным и менее плотным соцветием, более узким отгибом лепестков, желтой окраской венчика, узкими линейными или линейно-ланцетными дольками листьев.

Распространение. Эндемик указанного района?

C. gorodkovii и *C. magadanica* А. П. Хохряков выделяет в секцию *Raphanituber* Khokhr. (1973). Несмотря на явную близость *C. gorinensis* к этим видам, мы относим его к секции *Pesgallinaceus* Irm. на том основании, что у *C. gorinensis* чешуевидный лист на стебле один, клубень шаровидный, не бывает раздвоен в нижней части («Флора СССР», 1937). Овальная форма клубня у наиболее крупных экземпляров связана, видимо, с вегетативным его делением. Два дочерних клубня под общими оболочками мы наблюдали довольно часто, и во всех случаях они имели овальную форму.

В пределах Комсомольского заповедника русло р. Горин прижимается к левому берегу. Правый склон долины относительно пологий, лесистый, левый — крутой, обрывистый, с выходами на дневную поверхность алевролитов, песчаников, глинистых сланцев. Крутые, скалистые мысы левого берега, называемые «Быками», перемежаются с распадками — долинами ключей — притоков р. Горин. Экспозиция берегового склона западная и юго-западная. *C. gorinensis* отмечен на береговом склоне р. Горин в пределах заповедника, собран в трех пунктах.

C. gorinensis распространен на частично задернованных щебнистых и глинисто-щебнистых осыпях берегового обрыва. На открытых участках склона, лишенных древесной растительности, весьма обилен (cop_2); под пологом дубового леса (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), на верхней части склона менее обилен



Corydalis gorinensis.
1 — общий вид растения, *2* — цветок, *3* — семя.

и несколько угнетен. Куртин не образует, распространен равномерно по всей площади.

Приводим описание берегового склона р. Горин — типичного местообитания *C. gorinensis*. Описание сделано 23 V 1982. Пробная площадь (50×50 м) заложена в средней части берегового склона. Экспозиция западная. Склон покрыт щебнистым обломочным материалом, имеются свежие, лишенные растительности осыпи. Почва слабо гумусированная, влажная. Древесная растительность отсутствует, из кустарников встречаются *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea ussuriensis* Pojark., *Rosa davurica* Pall. Сомкнутость кустарникового яруса 0.1.

Кустарничково-травянистый покров сложен в основном *Juniperus davurica* Pall. (cop$_1$), *Thymus amurensis* Klok. (cop$_1$), *Saxifraga bronchialis* L. (sp.), которые образуют монодоминантные куртины в виде подушек, а также *Corydalis gorinensis* (cop$_2$), *Sedum middendorffianum* Maxim. (cop$_2$), *Artemisia rubripes* Nakai (cop$_1$), *Carex longirostrata* C. A. Mey. (cop$_1$). Реже встречаются *Silene repens* Patrin (sol), *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. (sol), *Corydalis pallida* Pers. (sp), *C. remota* Fisch. ex Maxim. (sp) и др. Общее проективное покрытие почвы — 60%. Моховой покров отсутствует, на камнях встречаются накипные лишайники. Антропогенное воздействие не отмечено.

С 22 мая по 5 июня проводили фенологические наблюдения за *Corydalis gorinensis* (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Некоторые данные по фенологии *Corydalis gorinensis* (Комсомольский заповедник, р. Горин, мыс Второй «Бык», 1982 г.)

Фенофаза	Дата наблюдения
Массовое цветение	22—28 V
Начало созревания плодов	24 V
Начало осыпания семян	25 V
Конец цветения	30 V
Полное отмирание побегов	5 VI

Наблюдения показали, что для *C. gorinensis* как для типичного эфемероида характерны короткий срок цветения и плодоношения, а также быстрое отмирание генеративных побегов.

Для учета семенной продуктивности *C. gorinensis* было заложено 5 пробных площадок (1×1 м). Площадки расположены поперек склона, на расстоянии 10 м одна от другой. На них произведен пересчет генеративных побегов. Подсчет семян и промеры плодов сделаны с 9 растений (табл. 2).

Среднее число семян с одного растения — 100.3±16.04, среднее число семян на 1 м^2 — 1704.8±306.9.

Биология, экология, ареал *C. gorinensis* требуют дальнейшего изучения.

Искренне благодарен С. С. Харкевичу, оказавшему неоценимую помощь при написании статьи, Т. А. Безделевой — за ценные советы и замечания, а также Н. Н. Качура, выполнившей рисунок растения.

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность *Corydalis gorinensis* (Комсомольский заповедник, р. Горин, мыс Третий «Бык», 30 V 1982)

	n	$M \pm m$	Lim	σ	C_v, %
Число генеративных побегов на площадке (1×1 м)	5	17 ±1.34	14—22	3	17.65
Число коробочек в кисти	9	12.1 ±1.4	7—19	4.3	35.6
Число семян в одной коробочке	80	8.3 ±0.9	4—11	2.5	29.8
Длина коробочки, мм	79	21.4 ±2.2	14—35	6.34	29.6
Ширина коробочки, мм	79	3.6 ±0.1	3—4	0.4	9.6

ЛИТЕРАТУРА

Флора СССР, т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 790 с. — *Хохряков А. П.* Новая секция рода *Corydalis* Vent. — Нов. сист. высш. раст., 1973, т. 10, с. 152—155.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 22 II 1983.

М. Н. Ломоносова

НОВЫЙ ВИД РОДА *FRANKENIA* (*FRANKENIACEAE*) ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

M. N. LOMONOSOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *FRANKENIA* (*FRANKENIACEAE*) FROM TUVA ASSR

Приводятся латинский и русский диагнозы нового для науки вида *Frankenia tuvinica.*

Обрабатывая сем. *Frankeniaceae* для «Определителя растений Тувинской АССР» и просматривая гербарные образцы в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада, определенные как *Frankenia hirsuta* L., мы обратили внимание на значительное несовпадение морфологических признаков, приводимых в описаниях типа *F. hirsuta* и присущих исследуемым экземплярам.

При более детальном изучении оказалось, что весь гербарный материал из Тувы не соответствует диагнозу *F. hirsuta*, так как у тувинских образцов отсутствует характерное для этого вида опушение на чашечке и листьях. Последние отличаются также своей формой.

Впервые вид рода *Frankenia* L. в Туве был найден Г. Миклашевской в 1916 г. и определен как *Frankenia* sp., а затем — как *F. hispida* DC.? (синоним *F. hirsuta*). Н. А. Базилевская (1921) в работе, посвященной обзору сем. *Frankeniaceae*, отмечает, что это «местонахождение является очень интересным, так как совершенно оторвано от остального ареала» (1921 : 37). Действительно, представители рода *Frankenia* (кроме однолетнего *F. pulverulenta* L.) не встречаются в близлежащих к Тувинской АССР районах и после значительного разрыва в ареале отмечены только в равнинной части на северо-западе Алтайского края, где распространена *F. hirsuta*, ареал которой относится к древнесредиземноморскому типу. С. Г. Горшкова (1949), обрабатывая сем. *Frankeniaceae* для «Флоры СССР», не указала на распространение представителей рода *Frankenia* в Ангаро-Саянском районе, куда относится Тувинская АССР; по-видимому, сборы Миклашевской были ей не известны. В пределах Тувы представители рода *Frankenia* распространены только в Центрально-Тувинской котловине, которая изолирована от других районов системой горных хребтов.

Мы считаем, что тувинские образцы должны быть отнесены к виду, названному нами *Frankenia tuvinica.*

Frankenia tuvinica Lomonosova sp. nov. — Suffruticulus ramosissimus, 10—20 cm altus. Caules prostrati, pilis brevibus longisque haud dense tecti vel glabri. Folia elliptica vel oblongo-elliptica, apice obtusata, marginibus involutis, utrinque glabra, 4—5 mm longa, 1.5—2 mm lata, basi in petiolum parvum ciliatum angustata. Flores in inflorescentiis corymbosis axillaribus vel ramos terminantibus dispositi. Calyx cylindricus, 5 mm longus, 2 mm latus, quinquedentatus, prominenter 4—5 costulatus, glaber. Petala purpureo-rosea, margine denticulata, 5—7 mm longa.

Typus: RSSA Tuva, distr. Ulug-Chem, ad ripam sinistram fl. Enissej, supra ostium fl. Bajan-Kol, in subsalsis, 14 VII 1975, M. Lomonosova (NS, isotypus LE).

Affinitas. Species *F. hirsuta* L. maxime affinis est, a gua tamen calyce glabro et foliis glabris oblongo-ellipticis (nec lineari-lanceolatis) differt.

Сильно ветвистый полукустарничек 10—20 см выс. Стебли простертые, негусто опушены длинными и короткими волосками или голые. Листья эллиптические или продолговато-эллиптические, на верхушке притупленные, с завороченными краями, с обеих сторон голые, 4—5 мм дл. и 1.5—2 мм шир., в основании суженные в маленький реснитчатый черешок. Цветки в щитках, пазушных и на верхушках ветвей. Чашечка цилиндрическая, 5 мм дл. и 2 мм шир., с 4—5 выдающимися ребрами и 5 зубцами, голая. Лепестки пурпурово-розовые, по краю мелкозубчатые, 5—7 мм дл.

Тип: Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, левый берег р. Енисей выше устья р. Баян-Кол, солончак, 14 VII 1975, М. Ломоносова (NS, изотип LE).

Паратипы: Урянхайский край, район соленых озер, глинистые кочки по берегу озера, часто совместно с *Nitraria schoberi*, 29 VII 1916, Г. Миклашевская; Тувинская АССР, оз. Чадыр, солончаки, 29 VII 1949, К. Соболевская; Тувинская АССР, Тандинский р-н, окр. пос. Элегест, берег оз. Хак, солончак, 22 VII 1963, А. Якубова, Г. Пушкарев; Тувинская АССР, Кызыльский р-н, северный берег оз. Чедер, солонец в злаково-полынной степи, 28 VI 1972, И. Красноборов, С. Тимохина; Тувинская АССР, Кызыльский р-н, окр. пос. Целинный, пухлый солончак, 19 VII 1975, Е. Короткова, О. Иванова.

Родство. Наиболее близок к *Frankenia hirsuta* L., от которой отличается голой чашечкой и голыми листьями продолговато-эллиптической (а не линейно-ланцетной) формы.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевская Н. А. Общий обзор семейства *Frankeniaceae* Азиатской флоры. — Бот. материалы (Ленинград), 1921, т. 2, № 9—10, с. 33—40. — *Горшкова С. Г.* Сем. Франкениевые — *Frankeniaceae* DC. — В кн.: Флора СССР, т. 15, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 271—275. — *Соболевская К. А.* Конспект флоры Тувы. Новосибирск.: Изд-во СО АН СССР, 1953, 246 с.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 5 VII 1983.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.543.2/5 : 581.543.552 (477.75)

В. Н. Голубев, А. В. Ена, А. В. Сазонов

О НОВЫХ НАХОДКАХ *ANOGRAMMA LEPTOPHYLLA* (*HEMIONITIDACEAE*) В КРЫМУ

V. N. GOLUBEV, A. V. YENA, A. V. SAZONOV. ON NEW FINDINGS OF *ANOGRAMMA LEPTOPHYLLA* (*HEMIONITIDACEAE*) IN THE CRIMEA

Подтверждено нахождение папоротника анограммы тонколистной *Anogramma leptophylla* на горе Кастель, в 3 км к западу от Алушты, и обнаружено новое местонахождение на горе Аюдаг. Спорофит развивается по типу озимого эфемера, а гаметофит имеет лентовидно-пластинчатую форму и является многолетним. Общая численность обследованных популяций составляет 500—800 экземпляров. Колебания режима увлажнения в разные годы вызывают значительные изменения в численности популяций. Осуществлен опыт искусственного выращивания заростков папоротника в комнатных условиях. Своеобразная экология вида и прибрежное его распространение в Средиземноморье и на Атлантическом побережье Европы являются убедительным свидетельством в пользу теории развития флоры Крыма по типу островных и прибрежных флор. В целях сохранения этого вида в Крыму необходимо строгое соблюдение режимов охраны ландшафтного республиканского заказника Аюдаг и заказника местного значения горы Кастель.

Анограмма тонколистная *Anogramma leptophylla* (L.) Link — средиземноморско-атлантический папоротник (Гроссгейм, 1939) из сем. *Hemionitidaceae* Pichi Sermolii (Черепанов, 1981) класса *Filicales*, встречающийся в СССР в Западном Закавказье (Поти, Супса, Батуми) на приморских скалах. В Крыму он был собран лишь единожды Н. Е. Пурингом в 1910 г. (гербарий находится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР) в расщелинах приморских скал горы Кастель близ Алушты. С тех пор в Крыму этот папоротник никем не собирался, что дало повод считать его, по-видимому, исчезнувшим здесь видом (Лукс и др., 1975; Чопик, 1978).

10 III 1981 А. В. Сазонов неожиданно обнаружил этот вид на интрузивной горе Аюдаг в числе трех особей в трещине скалы на глинистом субстрате по южному склону на высоте 150 м над ур. м. (Сазонов, 1982). Несколько позже этот папоротник был найден авторами статьи еще в 8 местах на этой горе — в щелях габбро-диабаза на мелкоземе по юго-западному склону крутизной до 40°, на высоте от 190 до 260 м над ур. м. Непосредственными сообитателями анограммы тонколистной в этих местах были только зеленые мхи и папоротники *Asplenium billotii*[1] и *A. septentrionale*. Окружающая растительность на обнаженных изверженных породах (габбро-диабазах) из-за значительной разреженности лишь условно может быть отнесена к ассоциации Juniperus excelsa+ +Pistacia mutica — Juniperus oxycedrus — Achnatherum bromoides. В ее составе встречаются единично *Arbutus andrachne*, *Paliurus spina-christi* (проективное покрытие 1%), *Bromopsis riparia* (1%), *Cleistogenes serotina* (0.1%), *Dactylis glomerata* (0.1%), *Elytrigia nodosa* (1%), *Alyssum calycocarpum* (0.1%), *Teucrium chamaedrys* (0.5%), *Convolvulus cantabrica* (0.1%), *Pimpinella peregrina* (0.1%), *Plantago lanceolata* (0.1%), *Asphodeline lutea* (0.5%), *Poa bulbosa* (0.5%), *Scilla autumnalis* (0.1%), *Anisantha tectorum* (0.1%), *A. sterilis* (0.1%), *Cynosurus echinatus* (0.1%), *Geranium robertianum* (0.1%), *Sedum pallidum* (0.1%), *Theligonum cynocrambe* (0.1%), *Vicia lathyroides* (0.1%) и др. Точными подсчетами установлена общая численность популяции анограммы тонколистной: она

---

[1] Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

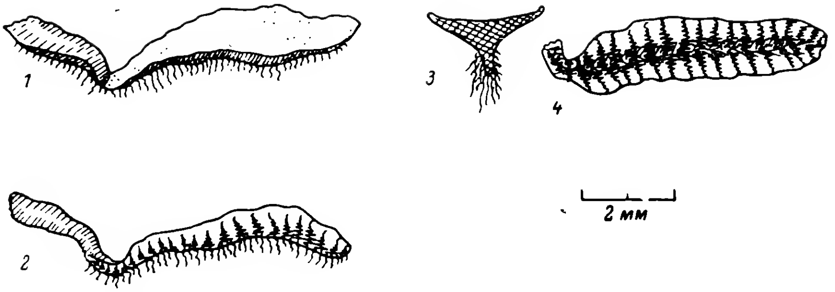
равна около 400 особей. В очень засушливую весну 1983 г. на тех же местообитаниях было зарегистрировано до 100 особей данного вида. Представления о состоянии популяций однолетних растений можно получить лишь на основании многолетних наблюдений. По резким падениям численности определяются количественные пределы развития популяции и вероятная степень ее толерантности в данных условиях.

Весной 1983 г. авторы предприняли специальные поиски анограммы тонколистной на горе Кастель. Гора имеет куполовидную форму и является отпрепарированным денудацией интрузием высотой 441 м над ур. м., расположенным у берега Черного моря в 3 км к юго-западу от г. Алушты. Сложена она гранит-порфиром — светло-серой магматической породой среднеюрского возраста. На крутом южном и юго-восточном склонах очень много глубоких продольно денудационно-эрозионных врезов — оврагов, выработанных в фациально более податливых разрушению разностях гранит-порфира. Между оврагами возвышаются гребни и каменные бастионы, сложенные более устойчивыми к разрушению разностями вулканических пород. В нижней более выположенной части склона находятся скопления глыб гранит-порфира, образующие каменные потоки-поля, «хаосы». Отдельные глыбы достигают 2—3 м в поперечнике. Локализуются два хаоса: Малый кастельский на южном склоне площадью около 1500 м^2 и Большой кастельский — на юго-восточном склоне, до 3500 м^2. Малый хаос является, по-видимому, более древним, глыбы во многих местах занесены суглинками, образованными в результате выветривания гранит-порфира.

На южном склоне горы обнаружено 9 местонахождений анограммы тонколистной: два на высоте 325 м и семь на высотах от 145 до 160 м над ур. м. Папоротник растет в нишах под гранит-порфировыми глыбами на замшелом или голом суглинке группами числом от 7 до 100 особей. Всего было учтено до 450 особей. Как правило, места обитания этого вида характеризуются повышенной влажностью субстрата и защищенностью от прямых солнечных лучей глыбовым навесом или окружающей растительностью. Все найденные местообитания представляют собой воронковидные углубления под глыбами, образовавшиеся под влиянием просачивающихся в глубь поверхностных вод и, очевидно, способные дополнительно принимать поверхностно стекающую влагу.

Нижние местообитания расположены в поясе фисташково-палиурусового шибляка, довольно разреженного (сомкнутость до 0.3—0.4), относящегося к ассоциации Pistacia mutica — Paliurus spina-christi — Cistus tauricus+Jasminum fruticans — Achnatherum bromoides. Помимо указанных ярусных доминантов, в сообществе встречаются изредка древесные растения — *Quercus pubescens*, *Arbutus andrachne*, *Carpinus orientalis*, *Fraxinus oxycarpa*, *Juniperus oxycedrus*, *Clematis vitalba*, *Rosa corymbifera*, вечнозеленый кустарничек *Ruscus ponticus* (покрытие до 15%), полукустарник *Salvia grandiflora* (0.1%), полукустарнички *Teucrium chamaedrys* (17%), *T. polium* (0.1%), травянистые поликарпики *Asparagus verticillatus* (0.1%), *Anthemis subtictoria* (0.1%), *Arum elongatum* (0.1%), *Carex cuspidata* (1%), *Centaurea salonitana* (0.1%), *Dactylis glomerata* (5%), *Dictamnus gymnostylis* (2%), *Elytrigia nodosa* (5%), *Euphorbia rigida* (0.1%), *Fibigia clypeata* (0.1%), *Phleum phleoides* (0.1%), *Plantago lanceolata* (10%), *Steptoramphus tuberosus* (0.1%), многолетние и двулетние монокарпики *Arabis hirsuta* (0.1%), *A. turrita* (0.1%), *Hesperis steveniana* (0.1%), *Pimpinella taurica* (1%), *Scariola viminea* (0.1%), *Tragopogon dubium* (0.1%), однолетники *Cynosurus echinatus* (3%), *Galium aparine* (0.2%), *Scandix pecten-veneris* (0.1%), *Sedum pallidum* (0.1%), *Xeranthemum cylindraceum* (5%).

Два верхних местообитания окружены растительностью, которую можно отнести к ассоциации Quercus pubescens — Juniperus oxycedrus — Cistus tauricus (+Jasminum fruticans) — Achnatherum bromoides. Сомкнутость крон 0.4. В составе ее все те же виды, что и в ниже расположенной, но с другими оценками обилия. Из древесных, помимо ярусных доминантов, встречаются *Pistacia mutica*, *Fraxinus oxycarpa*, *Paliurus spina-christi*, *Carpinus orientalis*. Таким образом, здесь лишь более существенна роль *Quercus pubescens*, *Juniperus oxycedrus* и в меньшем обилии произрастают *Pistacia mutica* и *Paliurus spina-christi*.



Заросток *Anogramma leptophylla*. 10 V 1983, с горы Кастель (×10 раз).

1 — вид сверху, *слева* — отмирающая часть, *справа* — живая зеленая часть, видны ризоиды; 2 — вид сбоку; 3 — поперечный разрез; 4 — вид с нижней (брюшной) стороны, заметны темноокрашенные перистые полоски.

Следовательно, местообитания анограммы тонколистной концентрируются в поясе земляничниково-высокоможжевелово-пушистодубовых лесов, господствовавших в доагрикультурное время в качестве первичных, коренных типов на Южном берегу Крыма.

Чрезвычайно интересна биология анограммы тонколистной. Это уникальный папоротник-эфемер, спорофит которого имеет озимый тип развития, закладываясь на заростке во влажные годы в сентябре (например, в 1981 г.), в сухие — в ноябре (в 1982 г.). К началу зимы успевает заложиться до 2—3 вай небольших размеров, прижатых к почве, продолжающих ассимилировать до апреля следующего года. Наибольшая ростовая активность приходится на конец марта—апрель, иногда — на начало мая. Во влажные годы при этом формируется 7—9 вай, из которых 3—4 являются спороносными, достигающими высоты 10 см, в засушливые годы общее число вай не превышает 5—6, а высота их бывает 3—5 см. К концу мая спорофиты обычно полностью отмирают. В сухую весну 1983 г. отмирание их происходило в конце апреля—начале мая. Спороношение наблюдается в мае—июне. Из-за однолетности спорофита корневищ у него нет, и указание на них у В. И. Чопика (1978) является ошибочным. Эфемерный тип развития спорофита является приспособлением к аридным условиям летнего периода Средиземноморья. Как указывал А. А. Гроссгейм (1939), остальные 8 видов рода *Anogramma* Link обитают в тропической Америке и Восточной Азии, что еще более подчеркивает экологическое своеобразие средиземноморского вида.

По данным Гроссгейма (1939), гаметофиты (заростки) у видов рода *Anogramma* многолетние, по форме лапчато-ветвистые, «с придаточными побегами в виде бугорков» (с. 32). По-видимому, автор отмечает здесь закладку спорофитов из оплодотворенной яйцеклетки архегония, имеющих в начале развития вид бугорков. В местах произрастания анограммы тонколистной на горе Кастель на замшелом суглинке мы собрали ее заростки, которые имели вид продолговатых зеленых пластинок с курчавым (извилистым) краем длиной 0.4—0.7 и шириной 0.2—0.3 см (см. рисунок). На поперечном разрезе заросток имеет треугольную форму, причем килевидная структура с его брюшной (прилегающей к почве) стороны углубляется в грунт и несет ризоиды. С одной стороны заросток нарастает, а с противоположной — отмирает. Таким образом, гаметофит является вечнозеленым растением, способным к круглогодичной вегетации, и, очевидно, наследует черты экологии тропических представителей рода.

Была осуществлена пересадка заростков с комом земли в цветочный горшок (в середине мая 1983 г. с горы Кастель, В. Н. Голубев). Под стеклянным колпаком и при поддонном поливе в своеобразной полувлажной камере (оставлялась небольшая щель между колпаком и поверхностью почвы для свободной аэрации) заростки нормально росли и развивались в течение лета в комнате на затененном окне. С середины августа в результате полового процесса стали возникать молодые спорофиты, к концу осени образовалось до 4—5 вегетативных вай, уходящих в зимовку.

Таким образом, анограмма тонколистная в Крыму не исчезла. Напротив, найдено новое место ее произрастания на Аю-Даге. Не исключено, что она встречается и на промежуточных интрузиях между Кастелью и Аюдагом, таких как Айтодор и ряде безымянных. Два очага ее произрастания, ставшие ныне известными, связаны с изверженными вулканическими породами — гранит-порфирами и габбро-диабазами, точнее — с продуктами их выветривания. Общая учтенная численность спорофитов анограммы тонколистной достигает 500—800. Конечно, надо иметь в виду, что они ежегодно отмирают, а возобновление их осуществляется на основе полового процесса, связанного с многолетними заростками. Совершенно очевидно, что судьба папоротника зависит от сохранности местообитаний, чрезвычайно специфических по геоморфологическому происхождению и экологии. Строгое соблюдение режима охраны республиканского заказника Аюдаг и заказника местного значения горы Кастель (Ена, 1983) является непременным условием надежности сохранения этого вида.

Новые находки анограммы тонколистной представляют значительный интерес для познания истории формирования флоры Крыма. Этот папоротник — типичный прибрежный вид Средиземноморья и атлантической оконечности Европы. На Кавказе и в Крыму он «ни на шаг» не отступает от требований, характерных для прибрежно-морской экологии. Пример анограммы тонколистной лишний раз свидетельствует в пользу отстаиваемой нами теории развития флоры Крыма по типу островных и прибрежных флор. Согласно этой теории, акватория Черного моря не является непреодолимым препятствием для разноса диаспор. Береговая линия, объединяющая кавказское, крымское, малоазиатское, балканское, средиземноморское, атлантическо-европейское и другие побережья, также является активной транспортной магистралью для диаспор. Посредством этих двух основных путей расселения зачатков растений возникли ареалы крымско-кавказских, крымско-малоазиатских, крымско-балканских, крымско-кавказско-балканских и других видов. Анограмма тонколистная является примером формирования европейско-средиземноморского типа ареала путем прибрежного расселения растений.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, изд. 2-е, т. 1. Баку: Изд-во АзФАН, 1939. 402 с.— *Ена В. Г.* Заповедные ландшафты Крыма. Симферополь: Таврия, 1983. 127 с. — *Лукс Ю. А.*, *Крюкова И. В.*, *Привалова Л. А.* Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. — Бюл. Гос. Никит. бот. сада, Ялта, 1975, вып. 3 (28), с. 13—20. — *Сазонов А. В.* Новое местонахождение *Anogramma leptophylla* (L.) Link в Крыму. VII съезд Укр. бот. общ-ва (тез. докл.). Киев: Наук. думка, 1982, с. 34—35. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чопик В. И.* Редкие и исчезающие растения Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 212 с.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 19 V 1983 г.

УДК 582.31.943 (571.1/5)

Бот. журн., т. 69, № 4

Н. Н. Тупицына

COLLOMIA LINEARIS (*POLEMONIACEAE*) В СИБИРИ

N. N. TUPITZINA. *COLLOMIA LINEARIS* (*POLEMONIACEAE*) IN SIBERIA

Приводятся морфологические особенности и данные о распространении североамериканского вида *Collomia linearis*, найденного в Сибири.

Во время флористических исследований в 1981 г. на территории Шарыповского р-на Красноярского края было найдено несколько растений, определить которые по имеющимся флористическим сводкам Сибири не удалось. При определении в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) оказалось, что это североамериканский вид *Collomia linearis* Nutt. из сем. *Polemoniaceae* Juss. Род *Collomia* Nutt. включает около 15 видов, распространенных в Северной Америке. Представители этого рода — преимущественно однолетние декоративные растения.

Collomia linearis описана с берегов р. Миссури. Встречается часто в западных районах Северной Америки, редко отмечается на востоке этого континента (Abrams, 1967; Seymour, 1969; Britton, Brown, 1970). E. Hultén приводит *C. linearis* для Аляски, по его данным, этот вид в Евразии отсутствует (Hultén, 1968), однако во «Flora Europaea» он указывается для Фенноскандии (Tutin, 1972).

Первое местонахождение *C. linearis* на территории Советского Союза отмечено в 1939 г. в Ботаническом саду Таджикской базы АН СССР в Душанбе (Линчевский, 1940). В 1943, 1945, 1946 гг. растения найдены в нескольких пунктах на территории Южно-Уральского государственного заповедника (Васильев 1953). В «Определителе растений Башкирской АССР» приводятся сборы 1942 г. из Башкирского государственного заповедника (Котов, 1966). Во «Флоре европейской части СССР» (Васильев, 1981) вид отмечается как сорняк в Башкирии, на юге Удмуртии, в Татарской АССР, на юге Пермской обл. Другие местонахождения вида на территории СССР нам не известны.

C. linearis — полиморфный вид, для него характерно варьирование окраски венчика, степени и характера опушения стебля и околоцветника. Найденные в Сибири образцы имеют густо опушенный простыми волосками стебель высотой 18—25 см, железисто-волосистую чашечку, розоватый рассеянно-опушенный венчик. Цветки при высыхании сохраняют естественную окраску.

Экземпляры этого вида мы собирали в окрестностях пос. Полуторник, расположенного в поясе темнохвойной тайги в северных отрогах Кузнецкого Алатау. Растения найдены на деградированном лугу вблизи полотна железной дороги Красноярск—Кия-Шалтырь. Возможно, этот вид занесен сюда во время строительства железной дороги или в связи с ее эксплуатацией. Приводим полный текст этикетки: Красноярский край, Шарыповский район, окр. пос. Полуторник, деградированный луг, 1 VII 1981, Н. Н. Тупицына, Т. Ф. Билибина.

Гербарный материал *C. linearis* хранится в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (г. Новосибирск) и в БИНе (г. Ленинград).

Я благодарю заведующего Гербарием БИНа В. И. Грубова за помощь в определении вида.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. Сем. *Polemoniaceae* Vent. — В кн.: Флора СССР, т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 77—95. — *Васильев В. Н.* Сем. *Polemoniaceae* Juss. — В кн. Флора европейской части СССР, т. 5. Л.: Наука, 1981, с. 87—92. — *Котов М. И.* Сем. *Polemoniaceae* — В кн.: Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966, с. 348—349. — *Линчевский И. А.* Новый американский сорняк в Таджикистане. — Сов. бот., 1940, № 3, с. 105—106. — *Abrams L.* Illustrated flora of the Pacific States, vol. 3. Stanford: California, 1967. 866 p. — *Britton N. L., Brown H. A.* An Illustrated flora of the Northen United States and Canada, vol. 3. New York: Dover Publication, Inc., 1970. 638 p. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, California, 1968. 1008 p. — *Seymour F. C.* The flora of new England. Rutland, Vermont, 1969. 596 p. — *Tutin T. G., Polemoniaceae.* — In: Flora Europaea, vol. 3. Cambridge: University Press, 1972, p. 73—74.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 9 III 1983.

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.675.1 (470.13) (571.12)

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE* СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (КОМИ АССР) И ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *RANUNCULACEAE* FROM THE NORTH-EAST OF THE EUROPAEAN PART OF THE USSR (KOMI ASSR AND THE TUMEN' DISTRICT

Aconitum septentrionale Koelle, **2n=16**. Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 19, SYCO; Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, А. Лавренко, Н. П. Сердитов, 1981, № 14, SYCO; Сыктывдинский р-н, 5 км к востоку от дер. Коччойяг, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 34, SYCO; Сыктывдинский р-н, окр. дер. Гавриловка, Н. Сердитов, 1982, № 109, SYCO; Ухтинский р-н, окр. пос. Водный, Н. Сердитов, 1982, № 116, SYCO.

Actaea erythrocarpa Fisch., **2n=16**. Сыктывдинский р-н, 5 км к востоку от дер. Коччойяг, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 35, SYCO.

A. spicata L., **2n=16**. Сыктывдинский р-н, 20-й км Сысольского шоссе у дер. Соколовка, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 54, SYCO; Сыктывкар, 6 км к западу от ж.-д. вокзала, Н. Сердитов, 1982, № 111, SYCO.

Adonis sibirica Patrin ex Ledeb., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, южнее пос. Нижняя Омра, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1982, №№ 70, 71, SYCO.

Atragene sibirica L., **2n=16**. Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 18, SYCO; Сыктывкар, 3 км к западу от ж.-д. вокзала, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 28, SYCO.

Delphinium middendorffii Trautv., **2n=16**. Воркутинский р-н, правый берег р. Воркуты, 1 км выше пос. Цементнозаводский, А. Лавренко, 1982, № 107, SYCO.

Ranunculus acris L., **2n=14**. Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 17, SYCO; Ухтинский р-н, окр. пос. Водный, Н. Сердитов, 1982, № 121, SYCO; Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, южнее пос. Нижняя Омра, А. Кустышева, А. Лавренко, З. Улле, 1982, № 106, SYCO.

R. acris L.×*R. borealis* Trautv., **2n=28**. Сыктывкар, 3 км к западу от ж.-д. вокзала, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1982, № 78, SYCO; Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, южнее пос. Нижняя Омра, А. Кустышева, А. Лавренко, З. Улле, 1982, № 106, SYCO.

R. borealis Trautv., **2n=14**. Сыктывдинский р-н, 5 км к востоку от дер. Коччойяг, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 33, SYCO; Сыктывкар, 3 км к западу от ж.-д. вокзала, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1982, № 83, SYCO; Воркутинский р-н, 5 км к северо-западу от пос. Воргашор, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1982, № 86, SYCO; Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, южнее пос. Нижняя Омра, А. Кустышева, А. Лавренко, 1982, № 98, SYCO; Тюменская обл.: Ямало-Ненецкий автономный округ, Полярный Урал, склон горного массива Райиз в долину р. Собь на 137 км железной дороги Сейда—Лабытнанги, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1982, № 92, SYCO.

R. lapponicus L., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры у пос. Комсомольск, А. Кустышева, А. Лавренко, З. Улле, 1982, № 103, SYCO.

R. pallasii Schlecht., **2n=32**. Воркутинский р-н, окр. пос. Мульда, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1982, № 87, SYCO.

R. polyanthemos L., **2n=16**. Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1981, № 16, SYCO.

R. repens L., **2n=32**. Сыктывдинский р-н, 8 км к западу от дер. Коччойяг, А. Лавренко, Н. Сердитов, 1982, № 81, SYCO; Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Печоры, в 15 км ниже пос. Комсомольск, А. Кустышева, А. Лавренко, З. Улле, 1982, № 102, SYCO.

Trollius europaeus L., **2n=16**. Сыктывкар, 3 км к западу от ж.-д. вокзала, Н. Сердитов, 1982, № 77, SYCO; Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Печоры, в 15 км ниже пос. Комсомольск, А. Кустышева, А. Лавренко, З. Улле, № 101, SYCO.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 28 VI 1983.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

К. М. Сытник

УДК 92 : 581.1 (47+57)

ВЫДАЮЩИЙСЯ ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЬ И МЫСЛИТЕЛЬ НИКОЛАЙ ГРИГОРЬЕВИЧ ХОЛОДНЫЙ

(к 100-летию со дня рождения)

K. M. SYTNIK. AN OUTSTANDING SCIENTIST AND PHILOSOPHER NIKOLAY GRIGORYEVICH KHOLODNY (TOWARDS THE 100TH BIRTHDAY)

В 1982 г. советская наука отметила 100-летие со дня рождения Н. Г. Холодного. Холодный — выдающийся украинский советский биолог, известный своими замечательными исследованиями по физиологии растений, микробиологии, дарвинизму, философии естествознания. Он был блестящим мастером популяризации научных достижений, автором прекрасных книг «Среди природы и в лаборатории», «Мысли натуралиста о природе и человеке», основателем нового направления исследований в фитофизиологии — учения о фитогормонах. Талантливый исследователь, обладающий глубоким умом и даром тонкого экспериментатора, исключительно наблюдательный естествоиспытатель, принципиальный и мужественный, скромный и трудолюбивый человек, мудрый учитель молодежи — таким его знали советские и зарубежные биологи.

Н. Г. Холодный родился 22 VI 1882 г. в Тамбове в семье учителя. В 1892 г. он начал учиться в гимназии вначале в Воронеже, а с 1893 г. — в Донской (Новочеркасской) гимназии. В гимназические годы Н. Г. упорно и систематически самостоятельно пополнял свои знания в области естествознания, читал много книг по зоологии, геологии, астрономии, журнал «Природа и люди» и приложения к нему, а также научно-популярные брошюры по различным вопросам естествознания. При этом он приучил себя подробно конспектировать прочитанное. В старших классах гимназии Н. Г. читал в подлиннике Платона, Горация и других. Он умел ценить оригинальность их мыслей и даже изящность формы их изложения. Читая Платона, он «впервые почувствовал, что иная мысль может быть прекрасна, как произведение искусства» («Воспоминания. . .», с. 41).[1]

Новочеркасскую гимназию Н. Г. окончил в 1900 г. с золотой медалью и в том же году поступил в Киевский университет, с которым впоследствии было связано 40 лет его жизни.

Ведущую роль в укреплении у Н. Г. устойчивого и глубокого интереса к естественным наукам, прежде всего к ботанике, сыграли лекции всемирно известного ученого-цитоэмбриолога С. Г. Навашина, тогда профессора Киевского университета. На III курсе университета Н. Г. предстояло решить вопрос о выборе более узкой ботанической специальности. Свой выбор он остановил на физиологии растений, в чем определенную роль сыграл С. Г. Навашин.

В 1906 г. Н. Г. окончил Киевский университет и занял должность хранителя ботанического кабинета (так называлась тогда должность ассистента кафедры). Работая в этой должности, Н. Г. подготовил и сдал магистерские экзамены. В этот период произошло сближение Н. Г. с Навашиным, который дал ему несколько тем для специальной проработки и посоветовал ближе познакомиться с местной флорой, а также изучить новые литературные источники, в частности книгу Ч.-И. Чемберлена «Морфология голосеменных». Во время магистерского экзамена, который «имел характер спокойной, дружеской беседы», в основном обсуждалась гипотеза Навашина о происхождении цветков из соцветия. В пользу этой гипотезы Н. Г. высказал несколько оригинальных мыслей.

---

[1] Здесь и далее под этим сокращенным названием упоминается автобиографическая работа Н. Г. Холодного «Воспоминания и мысли натуралиста», опубликованные в книге: *Холодный Н. Г.* Избранные труды. Киев: Наук. думка, 1982, с. 25—138.

После сдачи экзаменов Н. Г. прочел несколько пробных лекций на заседании факультета, и в марте 1912 г. ему было присвоено звание приват-доцента и предложено читать лекции и проводить практические занятия по курсу микробиологии. С целью освоения методики микробиологических исследований и отработки практического курса общей микробиологии в течение двух с половиной месяцев Н. Г. работал в лаборатории В. Л. Омелянского в Институте экспериментальной медицины в Петербурге. В лаборатории Омелянского состоялось знакомство Н. Г. с известным ученым-микробиологом Д. К. Заболотным, ставшим впоследствии основателем Института микробиологии АН УССР, академиком АН УССР и ее президентом.

В Киев Н. Г. возвратился с детально разработанной программой курса общей микробиологии, который он осенью 1912 г. начал читать в университете для студентов — ботаников, а также агрохимиков, интересовавшихся вопросами микробиологии. Н. Г. проводил со студентами и практические занятия, продолжая одновременно исполнять обязанности ассистента на кафедре физиологии и анатомии растений. В 1914 г. его пригласили преподавать физиологию и анатомию растений на Киевских высших женских курсах. К этому времени относится начало экспериментальных исследований Н. Г. в области микробиологии — изучение термофильных денитрифицирующих бактерий почвы. Он выделил и изучил несколько штаммов этих микроорганизмов. Результаты исследований не были опубликованы (как и ряд других исследований, проведенных в дореволюционный период). Лишь в 1940 г. протоколы упомянутых опытов Н. Г. послал А. А. Имшенецкому, который использовал некоторые данные для своей монографии о термофильных микроорганизмах.

Н. Г. активно участвовал в общественной жизни, проявлял глубокий интерес к политическим событиям. В студенческие годы посещал сходки, сочувственно воспринимая протест против отжившего режима, призыв к борьбе за новые, лучшие формы общественной и политической жизни. Ознакомившись с нелегальной литературой, программой социалистической партии, Н. Г. на сходках голосовал за резолюции социал-демократов. На заседаниях Киевского общества естествоиспытателей в 1908—1917 гг. Н. Г. выступал против идеализма и поповщины в науке.

Октябрьские события 1917 г. не были для Н. Г. неожиданностью. Он безоговорочно признал советскую власть, поскольку его симпатии всегда были на стороне трудящихся. С этого пути — пути патриота, преданного идеалам коммунизма, Н. Г. не сошел ни разу в жизни.

В январе 1918 г. Н. Г. избрали штатным доцентом Киевского университета. Осенью 1918 г. он опубликовал в «Университетских известиях» большую работу «О влиянии металлических ионов на процессы раздражимости у растений», в которой были подытожены все его экспериментальные исследования. Оттиски глав этой работы были представлены физико-математическому факультету университета для защиты на соискание ученой степени магистра ботаники, которая прошла успешно в марте 1919 г. В апреле 1919 г. Н. Г. было присвоено звание профессора Киевских высших женских курсов.

В 1920 г. Киевский университет (как и другие университеты Украины) по инициативе Наркомата просвещения республики был реорганизован в Институт народного образования (ИНО). Н. Г. в июле этого года был назначен профессором Киевского института народного образования (КИНО) и преподавал в нем в течение многих лет. КИНО в 1930 г. был реорганизован в Институт профессионального образования, где Н. Г. заведовал кафедрой анатомии и физиологии растений и читал лекции по всем дисциплинам этой кафедры, кроме анатомии растений, а также вел практические и лабораторные занятия.

С 1 I 1933 г., когда на Украине были восстановлены университеты, в Киевском университете был создан биологический факультет. Впервые была образована кафедра микробиологии с лабораторией, которую возглавил Н. Г.

После реорганизации университета в ИНО Н. Г. не мог проводить научно-исследовательской работы в этом институте, поскольку в планы ИНО она не входила, поэтому 1 IV 1920 г. Н. Г. стал научным сотрудником Украинской академии наук. Прежде всего он опубликовал ряд статей, в которых изложил результаты своих опытов по влиянию ионов металлов на процессы раздражимости у растений и на физико-химические свойства протоплазмы. В этот же период он занялся систематическим изучением железистых вод в окрестностях Киева и на Днепровской биологической станции, расположенной в районе с. Староселье (19 км от Киева, вверх по Днепру).

Работая на Днепровской биологической станции, Н. Г. не ограничивался исследованиями микрофлоры железистых вод. Он проводил здесь исследования на высших и споровых растениях: изучал метаморфоз пластид у *Salvinia natans*, вегетативное размножение молодила *Sempervivum soboliferum*, влияние паводковых вод на анатомическое строение некоторых наземных растений. Изучал также изменения протоплазмы клеток под влиянием различных электролитов и неэлектролитов. Результаты этих исследований были опубликованы в ряде статей в СССР и за рубежом. Его работы об изменениях протоплазмы клеток под влиянием электролитов, а также исследования электрофизиологических явлений у растений получили международное признание.

В 1924 г. Н. Г. начал исследования гормональных явлений в растительном организме, в частности гормонов роста, их участия в регулировании ростовых процессов как основной причины ориентации движений у высших растений. В результате исследования Н. Г. создал гормональную теорию тропизмов; она была изложена в ряде его статей и стала в те годы темой оживленной дискуссии в зарубежных изданиях. Об этой теории и ее экспериментальных основах Н. Г. доложил на одном из пленарных заседаний III Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде (январь 1928 г.). Предложение подготовить этот доклад Н. Г. получил от оргкомитета съезда. Позднее в «Воспоминаниях. . .» он писал, что доклад привлек внимание ботаников к новому, многообещающему направлению физиологии растений и что одобрение доклада участниками съезда явилось стимулом для его дальнейших работ в этом направлении.

Одновременно с фитофизиологическими исследованиями Н. Г. продолжал изучать микрофлору железистых и отчасти сернистых природных вод. Он стремился детальнее изучить микрофлору вод (особенно род *Gallionella*), исследуя ее в разных областях СССР. Н. Г. неоднократно выезжал на Кавказ (1926—1929 гг.) для исследования микрофлоры вод окрестностей Батуми, Бакуриани, Сочи, Мацесты и др. При этом он обнаружил необычайное богатство микрофлоры источников этого края. Впервые Н. Г. близко познакомился с группой пурпурных серобактерий. В Киеве при изучении привезенных образцов он выяснил ряд вопросов морфологии, физиологии и истории развития представителей рода *Gallionella*.

На III Всесоюзном съезде ботаников в Ленинграде на секции микробиологии Н. Г. сделал также доклад «Новые данные о железобактериях». Присутствовавший на этом съезде Навашин особенно высоко ценил работы Н. Г. по железобактериям, в частности исследования истории рода *Gallionella*. Н. Г. было приятно здесь встретиться и поговорить со своим старым учителем, а также с ветераном русской ботаники И. П. Бородиным.

Уже первые годы работы Н. Г. в качестве сотрудника Академии наук УССР оказались весьма результативными. Благодаря довольно продуктивной научной деятельности в области физиологии растений и микробиологии Н. Г. в середине 20-х годов стал известным ученым как в СССР, так и за рубежом. По рекомендации В. И. Липского 6 VII 1925 г. на очередном общем собрании АН УССР Н. Г. единогласно был избран ее членом-корреспондентом. 22 III 1926 г. общее собрание АН УССР единогласно присудило ему степень доктора ботаники honoris causa. Это был первый случай присуждения докторской степени honoris causa в практике АН УССР.

В июне 1929 г. по рекомендации академика АН УССР А. Ф. Фомина Н. Г. был избран действительным членом АН УССР. В своей рекомендации Фомин указывал, что член-корреспондент АН УССР профессор Н. Г. Холодный как физиолог растений заслужил признание среди ботаников: «Глубокая эрудиция, естественная наблюдательность, тонкое критическое чутье натуралиста сделали из него не узкого специалиста, а ученого с широким научным мировоззрением» [2]. Фомин указывал, что многие работы Н. Г., опубликованные в послереволюционные годы, получили высокую оценку не только в СССР, но и за рубежом. Он отметил научную ценность исследований раздражимости у растений (и в связи с этим критику Н. Г. виталистических взглядов), влияния ионов металлов на физико-химическое состояние протоплазмы клеток, плазмолиза и электрических явлений у растений. Фомин особенно выделил фундаментальную работу Н. Г. в области фитогормонов, научную ценность предложенной им гормональной теории тропизмов.

Избранию Н. Г. действительным членом АН УССР предшествовала организация ряда новых научно-исследовательских кафедр в АН УССР. Среди них были кафедры физической физиологии растений, которую возглавил Н. Г., и химической физиологии растений во главе с В. Н. Любименко. В названиях кафедр были отражены направления исследований, проводившихся этими учеными. Н. Г. изучал электрические явления в растительных организмах, раздражимость протоплазмы клеток и изменения ее физико-химического состояния под влиянием электролитов и неэлектролитов. Любименко работал над проблемой фотосинтеза (синтез и превращение пигментов в листьях, усвоение углекислоты, синтез алкалоидов и других соединений).

В структуре АН УССР существовали научно-исследовательские кафедры ботанического профиля, которые издавали свой ботанический журнал «Журнал біо-ботанічного циклу»; его бессменным редактором был Н. Г.

В мае 1931 г. в Киеве состоялось Всеукраинское совещание ботаников, участники которого высказались за то, чтобы вся исследовательская работа по ботанике на Украине координировалась единым научным центром — Ботаническим институтом, который должен находиться в структуре АН УССР. В Институте ботаники АН УССР, созданном в результате объединения всех ботанических кафедр АН УССР и Ботанического института УпрНауки, в 1934 г. был создан сектор физиологии растений под общим руководством Н. Г. Сектор состоял из трех отделов, образованных из бывших кафедр АН УССР; отделы возглавили академики АН УССР Е. Ф. Вотчал, В. Н. Любименко, Н. Г. Холодный.

Следует отметить, что в 1933 г. была проведена реорганизация всей АН УССР и в основу ее структуры были положены научно-исследовательские институты, а не кафедры, как было ранее. Самостоятельный Институт физиологии растений на Украине был создан уже после Великой Отечественной войны (в 1946 г.). Н. Г. остался работать в Институте ботаники, в котором был образован один фитофизиологический отдел — физиологии и экологии растений. Этим отделом Н. Г. руководил до 1949 г.; одновременно он работал на Днепровской биологической станции. В осенне-зимние месяцы с группой сотрудников он продолжал начатые в годы войны исследования по применению синтетических стимуляторов роста на растениях влажных субтропиков (в районе Сочи).

В годы Великой Отечественной войны Н. Г. эвакуировался вначале в Сочи, затем в Ереван, где жил и работал до 1945 г. Здесь он продолжал изучать фитогенные летучие вещества и усвоение их микроорганизмами. Экспериментально изучал влияние синтетических ростовых веществ на морфогенез растений. Н. Г. здесь написал свою работу «Мысли дарвиниста о природе и человеке», которую издал в Ереване (1944 г.). Умер Н. Г. 4 мая 1953 г.

За выдающиеся заслуги в области развития науки, культуры и техники, за воспитание высококвалифицированных кадров научных работников и в связи с 25-летием АН УССР Н. Г. был награжден Орденом Ленина и ему было присвоено звание заслуженного деятеля науки УССР. Позже он был награжден медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне».

Н. Г. несомненно является классиком биологической науки. Он создал гормональное направление в физиологии роста, внес значительный вклад в разработку методики исследования микроорганизмов почв и водоемов, в развитие экологического направления в микробиологии. Велика роль Н. Г. как пропагандиста, организатора науки, общественного деятеля. В борьбе за торжество высоких идеалов науки Н. Г. проявил себя как человек мужественный, принципиальный, непоколебимый, способный отстаивать и развивать достижения мировой и советской науки.

---

[2] Архив Президиума АН УССР, I, оп. 289, № 108.

Среди трудов Н. Г. особое место занимают его «Мысли натуралиста о природе и человеке». Ознакомление с этой работой позволяет понять его мировоззрение и философские взгляды. Главная ценность философского наследия и своеобразие мировоззрения Н. Г. в том, что, решая все вопросы с позиций материализма и диалектики, он делает обобщения, в основе которых лежат не философские категории, а понятия и идеи естественных наук, прежде всего — биологии.

Труды Н. Г., выдающегося мыслителя-естествоиспытателя, по моему мнению, представляют огромный интерес для ученых всех специальностей. С ними полезно ознакомиться особенно тем, кто начинает жизнь в науке и ищет свой идеал ученого.

К. М. Сытник.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 6 V 1982.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.44 (211.7)

Споровые растения тундровых биогеоценозов: Тр. Коми филиала АН СССР, № 49. — Сыктывкар, 1982. 112 с. Ц. 55 к. Т. 500.

SH. I. KOGAN. (*Рецензия*). SPORE PLANTS IN TUNDRA BIOGEOCOENOSES: TRANSACTIONS OF THE KOMI BRANCH OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES, N 49, 1982

Рецензируемый сборник, изданный под редакцией М. В. Гецен, М. М. Голлербаха (отв. редактор) и И. В. Забоевой, представляет большой интерес в связи с рядом его особенностей. Во-первых, материалы книги являются существенным вкладом в изучение биологии тундры СССР. Всем известно, что споровые растения играют огромную роль в тундровых биогеоценозах, однако конкретных данных о составе, численности и жизнедеятельности их пока очень мало. Во-вторых, сборник подготовлен и издан Коми филиалом АН СССР с грифом Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», что указывает на его органическую связь с этой центральной ботанической проблемой советской науки. В-третьих, отрадно отметить, что в Институте биологии Коми филиала АН СССР небольшая группа ботаников сумела не только сама провести интересные и плодотворные исследования, но и привлечь к многогранному изучению тундры сотрудников других учреждений. Наибольшая организаторская роль несомненно принадлежит здесь М. В. Гецен. Наконец, сборник показывает, что фундаментальные ботанические исследования развиваются у нас не только в крупных научных центрах.

Заглавие сборника свидетельствует о том, что содержащиеся в нем статьи посвящены выяснению роли разных групп споровых растений в функционировании тундровых биогеоценозов, быстро изменяющихся при хозяйственном освоении тундры. Эту направленность сборника надо особенно подчеркнуть, так как именно слабая изученность споровых растений как основных растительных компонентов тундры мешает правильной оценке антропогенных изменений в ней, столь необходимой в настоящее время.

Сборник содержит 10 статей, из которых 9 посвящены различным вопросам изучения водорослей Большеземельской тундры и одна — бриофлоре юго-западной части этого района. Он открывается интересной статьей Э. А. Штиной, в которой на основании анализа и обобщения литературных данных рассматривается состав почвенных водорослей Крайнего Севера, экологические особенности почвенных водорослей тундры, роль водорослей в наземных биогеоценозах и антропогенные изменения почвенной альгофлоры тундры. Автор приходит к выводу, что почвенная альгофлора тундры содержит 25% всей почвенной альгофлоры СССР. Указывается на большое разнообразие синезеленых водорослей, составляющих почти треть всех видов. Из экологических особенностей альгофлоры тундровых почв автор указывает на преобладание в ее составе эдафофильных (истинно почвенных) видов и на большой процент азотфиксирующих синезеленых. Подчеркивается значение водорослей как продуцентов тундровых биогеоценозов и источника азота, как пионеров зарастания и начального звена в трофических цепях. В заключение Штина дает предварительный прогноз реакции группировок почвенных водорослей на различные источники загрязнения почв в тундре. Последний вопрос на оригинальном материале и рассматривается авторами статей, составляющих сборник.

В небольшой статье Л. Н. Новичкова-Иванова и Н. В. Сдобникова показывают основные направления и методы фитоценологического изучения почвенных водорослей как компонента тундрового биогеоценоза.

Следующие статьи — чисто флористического плана. Т. А. Сафонова, используя литературные данные и собственные обработки, приводит обобщенный список эвгленовых водорослей водоемов различных районов Севера СССР, в том числе и Большеземельской тундры. Анализируя этот список, автор приходит к выводу, что эвгленовые водоросли не играют существенной роли в водоемах данного региона, что, однако, не снижает интереса к ним с экологических позиций, особенно в связи с антропогенными факторами изменения среды.

Статья И. М. Балонова содержит данные о золотистых водорослях водоемов Большеземельской тундры. Используя световую и электронную микроскопию, автор определил в обработанных им пробах 26 видовых и внутривидовых таксонов, из которых 2 являются новыми для альгофлоры СССР. Текст сопровожден 4 таблицами электронно-микроскопических фотографий, что представляет большую ценность, так как без этой техники изучение золотистых водорослей не может считаться отвечающим современному уровню развития науки.

А. С. Стенина и Т. А. Коюшева посвятили свою статью диатомовым водорослям бентоса оз. Амбарты, альгофлору которого до сих пор не изучали. В статье приводится довольно большой список диатомей (270 видовых и внутривидовых таксонов), показано их распределение в зависимости от глубин и наличия макрофитов и проводится сравнительный эколого-географический анализ полученного списка. Все эти материалы интересны и являются существенным вкладом в познание альгофлоры водоемов Крайнего Севера, но некоторые стороны статьи вызывают критические замечания. Вряд ли правомерно считать оз. Амбарты крупным при площади 1.46 км^2. Странно также, что в статье ничего не сказано о бентических водорослях из других систематических отделов, с которыми ассоциируются диатомовые. Почему-то не оговорено, что означают звездочки при названиях водорослей в систематическом списке (с. 48—51). Стоило бы обратить внимание на доминирование галофильной диатомеи *Navicula cryptocephala* var. *veneta* в озере с низкой минерализацией воды.

Следующие 4 статьи посвящены различным вопросам экологии и биологии синезеленых водорослей почв и водоемов тундры. В статье М. В. Гецен и Л. К. Груниной «Синезеленые водоросли как важнейший компонент биогеоценозов Большеземельской тундры» показано, что эта систематическая группа является здесь одной из ведущих: в водоемах синезеленые составляют 16, а в почвах — 30% всего состава водорослей. Характерен довольно высокий процент азотфиксирующих синезеленых (43% в водоемах и 34 в почвах). Авторы объясняют это природным дефицитом азота в почвах и водоемах тундры. Приводятся литературные данные и собственные материалы, которые подтверждают значение азотфиксирующих синезеленых в накоплении азота в моховых синузиях и на пятнах минерального грунта в тундре.

Сведения об интенсивности фиксации молекулярного азота в водоемах и почвах тундры приводятся в статье М. В. Гецен и В. Я. Костяева. Применив чувствительный ацетиленовый метод, авторы показали, что в водоемах преобладает световая азотфиксация, осуществляемая синезелеными водорослями, и установили связь этого процесса с численностью водорослей. В почвах тундры также выявлена положительная корреляция между интенсивностью азотфиксации, численностью азотфиксирующих водорослей и влажностью почвы. Существенно отметить, что данная статья является, пожалуй, первой в отечественной литературе попыткой определения азотфиксации у синезеленых водорослей ацетиленовым методом в природных условиях, а не в культурах, и первой работой, доказывающей роль синезеленых водорослей в азотном балансе тундровых биогеоценозов СССР. Авторы впервые дали количественное выражение накопления азота в почвах тундры — 1.6—9 кг азота на 1 га за месяц — и подчеркнули, что эта цифра сходна с величиной наибольшего накопления азота синезелеными в пойме р. Вятки (по данным Панкратовой, 1973). Вместе с тем в связи с этой и предыдущей статьями рецензируемого сборника возникает пожелание обсудить или заново исследовать вопрос о том, какими приспособлениями достигаются столь высокая численность синезеленых и достаточная интенсивность их азотфиксации в условиях низкого содержания фосфора, которое отмечено в водоемах и почвах Большеземельской тундры.

Хорошим дополнением к материалам по азотфиксации, позволяющим подойти к пониманию биохимической сущности этого процесса у синезеленых водорослей, является небольшая статья Л. К. Груниной, А. Ф. Симакова и М. В. Гецен, в которой приводится аминокислотный состав двух видов азотфиксаторов — *Nostoc coeruleum* и *Gloeotrichia natans* из тундровых озерков. Анализ позволил выявить, что в состав этих видов входят все обычные для белков высших растений и животных протеиногенные аминокислоты.

Статья Г. Н. Перминовой, Р. Р. Кабирова и В. М. Киприянова как бы завершает альгологическую часть сборника — она весьма обстоятельна и содержит характеристику численности, биомассы и продукции водорослей в почвах Большеземельской тундры. По данным авторов, размеры продукции водорослей колеблются здесь от 0.76 до 3.11 мг/г почвы, а ведущая роль в создании численности и биомассы принадлежит синезеленым. Статья содержит 6 таблиц и 3 рисунка, убедительно показывающих, что почвенные водоросли являются важными продуцентами тундровых биогеоценозов. Необходимо подчеркнуть оригинальность и этой статьи: здесь впервые для тундровой зоны проведено определение продукции водорослей путем ежедневного учета их численности; кроме того, авторы предприняли попытку оценить влияние некоторых факторов среды на численность и биомассу водорослей, применив однофакторный дисперсионный анализ.

Все 4 статьи, посвященные синезеленым водорослям, носят экспериментальный характер и заслуживают самой высокой оценки. В них много внимания уделено методическим вопросам, в их числе — методы определения азотфиксации в водной и почвенной средах, методы вычисления биомассы водорослей счетно-объемным методом, расчеты полного обновления биомассы и другие методы, интересующие каждого альголога. Без преувеличения можно сказать, что альгологи, прочитав рецензируемый сборник, найдут много интересных материалов для размышления.

Сборник завершается статьей Г. В. Железновой «Бриофлора юго-восточной части Большеземельской тундры». Сводный список мохообразных этого района содержит 66 видов печеночных и 184 вида листостебельных мхов. Географический анализ показывает, что в бриофлоре данного региона преобладают бореальные виды.

Оценивая сборник в целом, следует указать на высокий научный уровень статей, на использование современных методов изучения водорослей и хорошее знание авторами литературы, как отечественной, так и зарубежной. Необходимо подчеркнуть большую экологическую ценность помещенных в сборнике материалов. Прогрессирующее освоение тундры с неизбежностью приводит к обеднению и загрязнению ее и без того скудной и очень ранимой биоты. Изучение водорослей и мхов как важнейших компонентов тундровых биогеоценозов, осуществляемое учеными-энтузиастами в суровых условиях Севера, надо всячески поддерживать и поощрять. Вместе с тем нельзя не пожалеть, что в сборнике отсутствуют статьи по лихенологии, микологии и микробиологии. Хочется надеяться, что сотрудники Коми филиала найдут возможность расширить изучение споровых растений тундры и в следующем сборнике на эту тему будут представлены все вышеуказанные компоненты тундровых биогеоценозов.

Ш. И. Коган.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 30 XII 1982.

Л. С. Рябкова. Палинография флоры Таджикской ССР. Папоротникообразные — Злаки/Под ред. П. Н. Овчинникова и А. Н. Сладкова. — Л.: Наука, 1982. 80 с. 40 табл. иллюстраций. Ц. 1 р. 50 к. Т. 1000.

A. E. BOBROV, V. F. TARASEVICH, E. L. KHRAMOVA. *RYABKOVA L. S.* PALYNOGRAPHY OF THE FLORA OF TADJIK SSR. PTERIDOPHYTES — GRASSES. 1982

«Палинография флоры Таджикской ССР» — первое исследование подобного рода для Средней Азии. Данный выпуск является приложением к «Флоре Таджикской ССР», первый том которой вышел в свет еще в 1957 г. Л. С. Рябкова, автор «Палинографии», описывает споры папоротникообразных и пыльцевые зерна голосеменных и части однодольных растений (от рогозовых до злаков включительно). Издание снабжено многочисленными рисунками и микрофотографиями, выполненными самим автором.

Во «Введении» формулируется основная цель издания — использование морфологии пыльцы и спор при комплексном изучении флоры и растительности Таджикистана. Автор указывает, что расположение таксонов, их названия приведены согласно тому 1 «Флоры Таджикской ССР». Приводятся план описания пыльцы и спор, методика их фотографирования и обработки.

В основной части содержится характеристика спор 5 семейств, 21 вида папоротникообразных, а также пыльцевых зерен 4 семейств, 19 видов голосеменных и 8 семейств, 57 видов однодольных. Родовые характеристики не даны. Для крупных таксономических групп — отделов и классов — описание пыльцы и спор предваряется развернутыми палинологическими характеристиками. В подавляющем большинстве случаев за названием рода следуют ссылки на работы, имеющие описания пыльцы или спор растений данного рода, что повышает информативность работы. Подробные, единообразные палинологические описания содержат морфологические и биометрические характеристики. Затем приводится краткая экологическая характеристика растений и указываются исследованные образцы.

Работа иллюстрирована 40 таблицами микрофотографий и микрографий: из них 340 микрофотографий выполнены автором, а 13 микрографий на табл. II, IV, V, XII, XVII, XXIV, XXV и XXVI заимствованы у T. Yamazaki, M. Takeoka (1962), B. Lugardon (1971), M. Van Campo, B. Lugardon (1973), Н. Р. Мейер, В. В. Бернарда (1973), D. Мое (1974), Т. Г. Суровой (1975). Добиваясь более четкого изображения поверхности спор или пыльцы, автор фотографировала их при разных увеличениях, что, однако, создает дополнительные трудности при сравнении объектов. Кроме того, подавляющее число описаний сопровождается рисунками, выполненными автором по результатам наблюдений на световом микроскопе (СМ) при различных увеличениях. Несомненным достоинством работы является высокое качество рисунков. В некоторых случаях, чтобы добиться большей детальности изображения спородермы, Рябкова использует литературные источники с описаниями и изображениями, полученными на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), о чем автор упоминает только во «Введении». К сожалению, в подписях к рисункам не имеется указаний на эти работы. Помимо рисунков, микрофотографий и микрографий, в издании приводится ряд схем (типы тетрад, очертания и т. д.).

Особенно ценным является то, что изучено много спор и пыльцы эндемичных растений флоры Таджикистана.

Об объеме проделанной работы свидетельствует также приведенный список литературы, включающий 147 названий. Для удобства пользования материалом составлены систематический указатель и указатель русских, таджикских и латинских названий растений. Первый том «Флоры Таджикской ССР» был опубликован 26 лет назад и, было бы естественно привести принятые в настоящее время названия видов (хотя бы в скобках).

Приходится отметить также и то, что автор иногда непоследовательна в употреблении терминов. Так, для оболочек спор хвощей Рябкова наряду с терминами «экзоспорий», «эндоспорий» и «периспорий» употребляет термины «эксинтина» и «эуинтина», применяемые для пыльцы.

В книге Рябковой большое место занимает описание пыльцевых зерен одного из крупных семейств цветковых растений — злаков. Оно включает 39 видов, принадлежащих 22 родам из 11 триб. Впервые в этом издании описана пыльца родов *Piptatherum*, *Polypogon*, *Stilpnophleum*, *Catabrosa*, *Eremopoa*.

Пыльцевые зерна злаков весьма однообразны по морфологии. Среди них часто наблюдается высокий процент смятых, полупустых и пустых зерен, что, вероятно, связано с биологией и, возможно, с гибридизацией. Это затрудняет их изучение и выявление морфологических признаков. Обращают на себя внимание не всегда удачные фотографии пыльцевых зерен, так как деформация (складки, уплощенность) не позволяет судить об их форме. В описании полезно было бы привести сведения о наличии деформированных и стерильных зерен в препаратах. Автор ошибочно описывает скульптуру поверхности как сетчатую. Исследования с СЭМ свидетельствуют о наличии ореолятной (площадочной) или негативно-сетчатой скульптуры пыльцевых зерен многих злаков.

Книга Рябковой отличается четкостью изложения, логичностью построения материала, детальностью палинологических описаний. Думается, что работа послужит не только хорошим справочным руководством для специалистов-палинологов, систематиков и флористов, но и сыграет видную роль в развитии работ по спорово-пыльцевому анализу в Таджикистане.

А. Е. Бобров, В. Ф. Тарасевич, Е. Л. Храмова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 V 1983.

ТОМ 69 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1984, № 4

О.С. Игнатенко

ХРОНИКА

УДК 727.65 : 581.9 : 0001.2

ГЕРБАРИЙ И ПЕРСПЕКТИВЫ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

O. S. IGNATENKO. HERBARIUM AND PROSPECTS OF FLORISTIC STUDIES IN THE CENTRAL-CHERNOZEM RESERVE

Гербарий Центрально-Черноземного государственного заповедника им. В. В. Алехина имеет 10 тыс. образцов. Он документирует 96% видового состава сосудистых растений заповедника. Количественный рост гербария незначителен и не превышает 50 образцов в год. Гербарий может рассматриваться как специализированный. В нем представлены образцы, собранные только на территории заповедника и его охранной зоны. Экземпляры, найденные на территории заповедника, имеются во многих гербариях СССР. Наиболее значительная коллекция образцов, известная автору, находится в гербарии Д. П. Сырейщикова (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический факультет), который документирует 60% видового состава сосудистых растений заповедника.

Гербарий заповедника не зарегистрирован и не имеет международного символа. Он основан в 1972 г. и включает сборы В. В. Алехина, Н. Д. Жучкова, А. Н. Крутилиной, И. Н. Оловянниковой, В. М. Покровской, Н. А. Прозоровского, В. Н. Голубева, В. С. Жмыховой, О. С. Игнатенко и других исследователей; сборы накапливались в фондах заповедника с 1935 г. Гербарий доступен для общего пользования и активной работы, которая происходит в соответствии с утвержденными администрацией заповедника правилами пользования гербарием.

Создается коллекция низших растений. В настоящее время в ней хранятся 1194 образца микромицетов, 258 образцов макромицетов, 34 образца лишайников. Имеется карпологическая коллекция, в которой содержится 700 образцов.

В 1979 г. территория Центрально-Черноземного заповедника была утверждена в рамках проекта № 8 Программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера» как первая зона организованной Центральной лесостепной биосферной станции. Сеть советских биосферных станций, или заповедников, является составной частью национального мониторинга, и флористические исследования в заповеднике приобрели новые перспективы. Они включают изучение, оценку и прогноз состояния флоры, выявление и определение степени антропогенного воздействия, определение факторов воздействия и их источников. Начаты работы по инвентаризации флоры охранной зоны заповедника, которая является одновременно второй зоной биосферной станции. Эти исследования предусматривают мониторинг флоры лесостепи.

О. С. Игнатенко.

Центрально-Черноземный государственный заповедник
им. проф В. В. Алехина.

Получено 31 V 1983.

CONTENTS

Fotjanova L. I. Late Eocene preturgaian flora from Old Beringia 425

Kurkin K. A. Phytocoenotic competition. Systemic features and characteristics of the parameters 437

Tkachenko V. S. On the nature of meadow steppe of the «Mikhailovskaja virgin land» reserve and the forecast of its development under conditions of reserve 448

Volkovich V. B. The ratio of male and female plants in the populations of *Aruncus vulgaris (Rosaceae)* and specific features of their growth and development 458

COMMUNICATIONS 466

Alexeeva-Popova N. V., Kositzyn A. V., Igoshina T. I., Ilyinskaya N. L. Metaltolerant populations of *Aster alpinus (Asteraceae)* on lead-, zinc-, and copper-enriched soils of meadow steppes of the north-east of Bashkyr ASSR. (466). — **Petrov A. N.** Polymorphism of the gill fungi from Pribaikalye. (473). — **Satarova T. N.** Embryology of *Smilacina racemosa* and *S. stellata (Asparagaceae)*. (481). — **Karayeva N. I., Magerramova N. R., Rhzaeva S. G.** Morphology of the diatom frustule of the genus Amphora *(Bacillariophyta)* based on the data of electron microscopy. (492). — **Kosenko V. N., Nguen Tien Hiep, Yakovlev G. P.** Palynomorphological study of the representatives of the genus *Rubus (Rosaceae)* in the flora of Viet-Nam. (497). — **Surova T. D., Velieva H. A.** On the structure of the pollen wall in *Malva sylvestris (Malvaceae)*. (503). — **Zhilyayev G. G.** The structure of coenopopulations in Festucetum supinae community as affected by reservation conditions and grazing. (506). — **Magulaev A. Yu.** Cytotaxonomic study in some flowering plants of the North Caucasus. (511). — **Nedospasova N. V.** The genera *Dichasianthus* and *Torularia (Brassicaceae)* and their relationships. (517). — **Boiko M. F.** Bryoflora of the Khopersk Reserve. (521). — **Smyk G. K., Bortnyak N. N.** Querceta (petraeae) rhododendrosa (lutei) forests in Slovechansk-Ovruchsk block (the Ukraine, Central Polessye). (525). — **Nedoluzhko V. A.** The distrubution of *Ambrosia artemisiifolia (Asteraceae)* in the Primorsk Region. (527). — **Shultz V. A.** The neglected genus *Spanizium (Caryophyllaceae)*. (529). — **Ivanyukovich L. K.** Species survey of the series *Durra* of the genus *Sorghum (Poaceae)*. (531). — **Timokhina S. A.** On *Scutellaria mongolica (Lamiaceae)* in the flora of the USSR. (535). —

NEW TAXA 537

Krasnoborov I. M., Khanminczun V. M., Krasnikov A. A., Schaulo D. N. New species of the family *Asteraceae* from Tuva ASSR. (537). — **Wan W. M.** A new species of the genus *Corydalis (Papaveraceae)* from the Khabarovsk Region. (544). — **Lomonosova M. N.** A new species of the genus *Frankenia (Frankeniaceae)* from Tuva ASSR. (548).

FLORISTIC FINDINGS 550

Golubev V. N., Yena A. V., Sazonov A. V. On new findings of *Anogramma leptophylla* (*Hemionitidaceae*) in the Crimea. (550). — **Tupitzina N. N.** *Collomia linearis* (*Polemoniaceae*) in Siberia. (553).

CHROMOSOME NUMBERS 555

Lavrenko A. N., Serditov N. P. Chromosome numbers in the representatives of the family *Ranunculaceae* from the north-east of the Europaean part of the USSR (Komi ASSR) and the Tumen' District. (555).

ANNIVERSARIES 557

Sytnik K. M. An outstanding scientist and philosopher Nikolay Grigoryevich Kholodny (towards the 100th birthday). (557).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 562

Kogan Sh. I. Spore plants in tundra biogeocoenoses: Transactions of the Komi branch of the USSR Academy of Sciences, N 49, 1982. (562). — **Bobrov A. E., Tarasevich V. F., Khramova E. L.** *Ryabkova L. S.* Palynography of the flora of Tadjik SSR. Pteridophytes — Grasses. 1982. (565).

CHRONICLE 567

Ignatenko O. S. Herbarium and prospects of floristic studies in the Central-Chernozem reserve. (567).

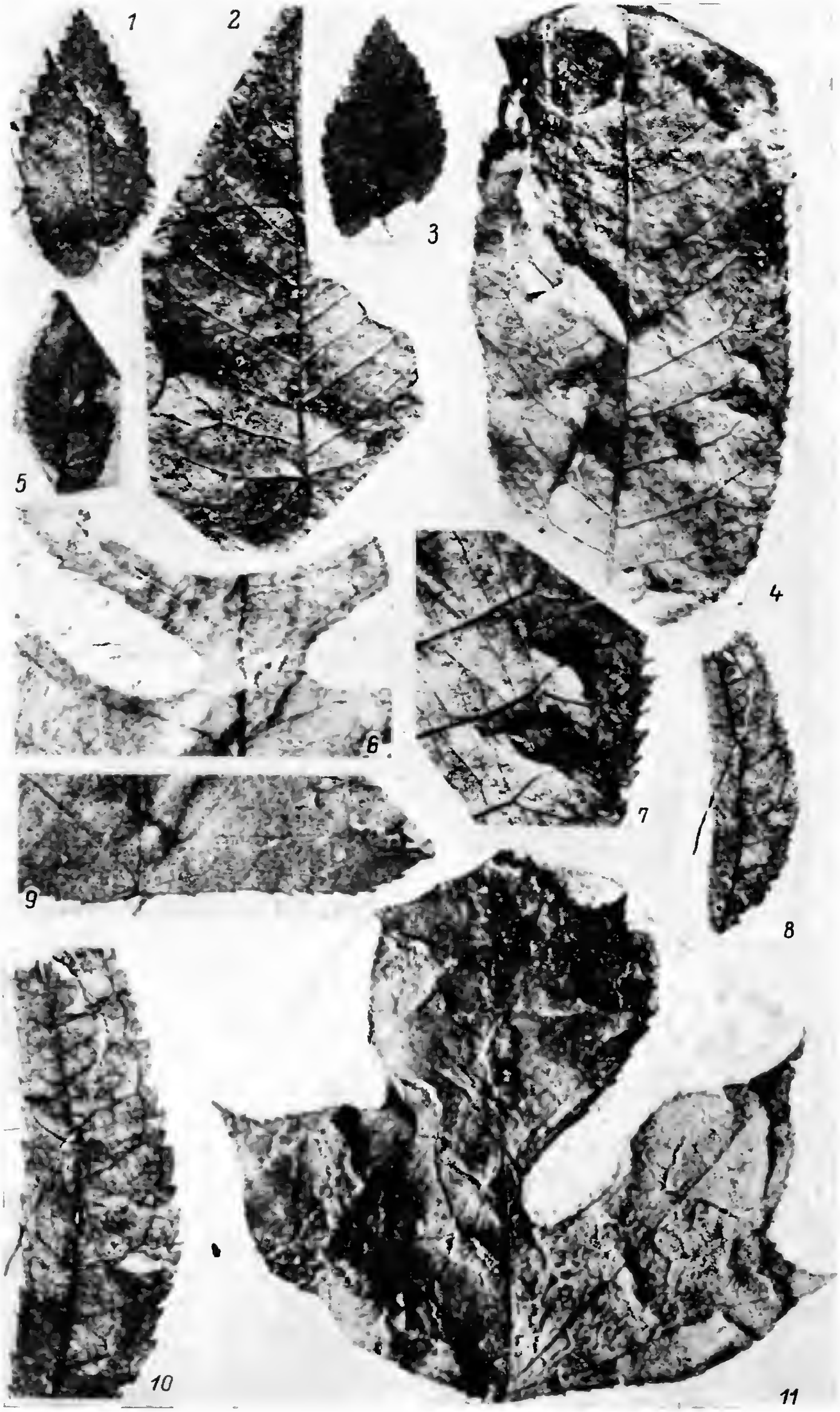


Рис. 2.

1—3, 5 — *Ulmus compacta* (*1* — отп. 1/99, голотип; *2* — то же, ×2; *3* — отп. 1/51; *5* — отп. 1/113а); *4, 7* — *Carya ezoensis* (*4* — отп. 1б/121; *7* — то же, ×2); *6, 9, 11* — *Palaeokalopanax kamtschatica* (*6* — отп. 1б/16, ×2; *9* — отп. 1/150, ×2; *11* — 1/151, голотип); *8—10* — *Dicotylophyllum irgirnense* (*8* — отп. 1б/11, голотип; *10* — то же, ×2).

К с. 430

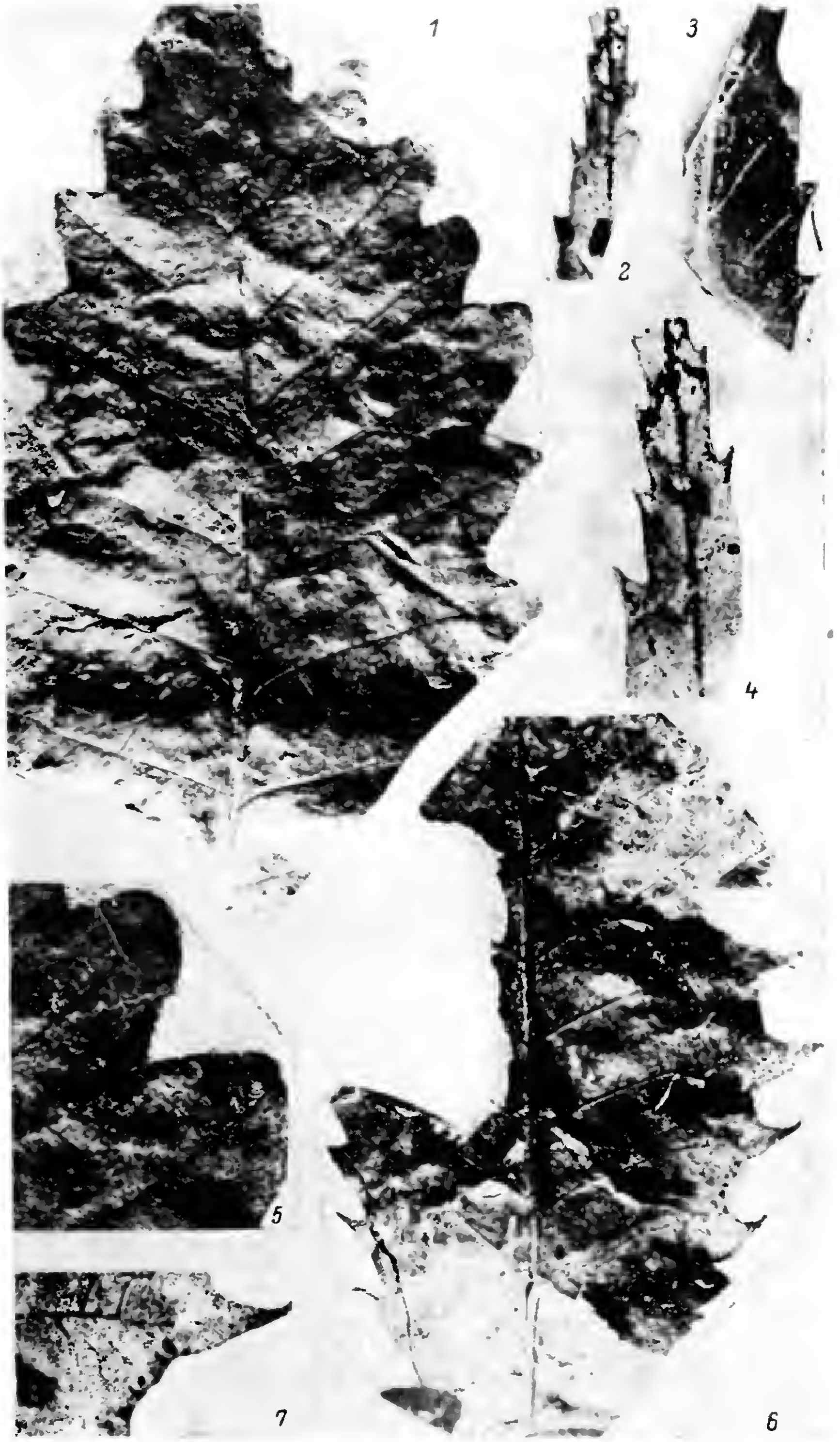


Рис. 4.

1, *5* — *Quercus bozhedomovii* (*1* — отп. 1/13, голотип, ×0.7; *5* — то же, ×1.5); *2*—*4* — *Castanea* sp. (*2* — отп. 1б/43; *3* — отп. 1б/95; *4* — отп. 1б/43, ×2); *6*, *7* — *C. kamtschatica* (*6* — отп. 1б/70, голотип; *7* — то же, ×2).

К ст. Н. И. Караевой, Н. Р. Магеррамовой, С. Г. Рзаевой, с. 492

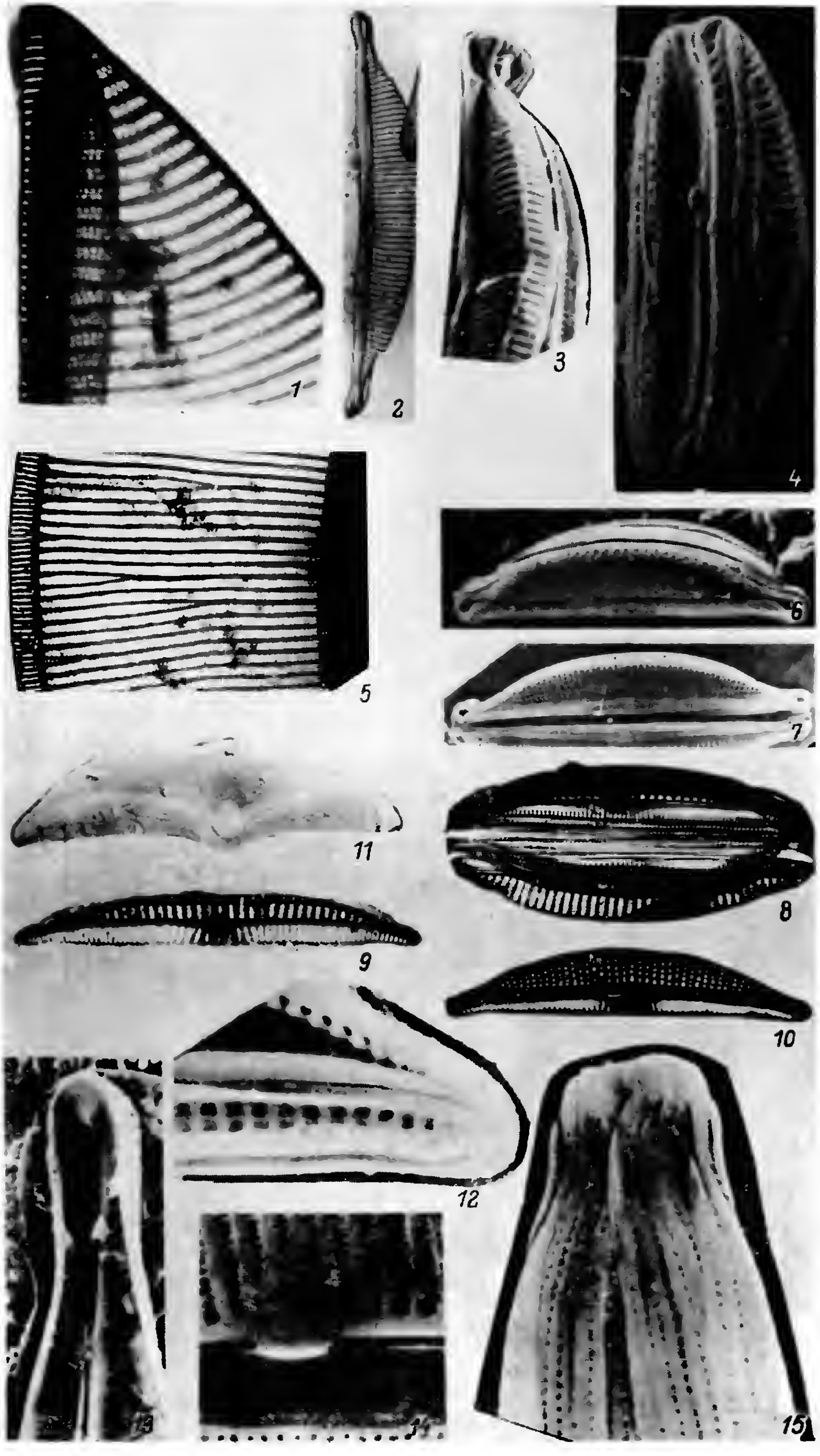


Рис. 1.

1, 5 — ***Amphora hyalina*** (*1* — конец створки, *5* — средняя часть створки); *2, 8, 9* — ***A. caroliniana*** (*2, 9* — створки; *8* — панцирь); *3* — ***Amphora*** sp. (часть панциря); *4* — ***A. proteus*** f. ***ambigua*** (панцирь); *6, 10* — ***A. coffeaeformis*** (*6* — панцирь, *10* — створка); *7, 15* — ***A. delicatissima*** (*7* — створка, *15* — часть панциря, спинная сторона); *11, 12* — ***A. securicula*** (*11* — створка; *12* — конец створки, внутренняя поверхность); *13, 14* — ***Amphora*** sp. (внутренняя поверхность; *13* — конец, *14* — центральный узелок). *1, 2, 5, 8—10* — ТЭМ; *3, 4, 6, 7, 11—15* — СЭМ. Увел.: *1, 2* — 3500; *3* — 9000; *4* — 6500; *5* — 6000; *6* — 6400; *7* — 3000; *8* — 4000; *9* — 5000; *10* — 2000; *11* — 4400; *12* — 1200; *13, 14* — 10 000; *15* — 8600.

К с. 495

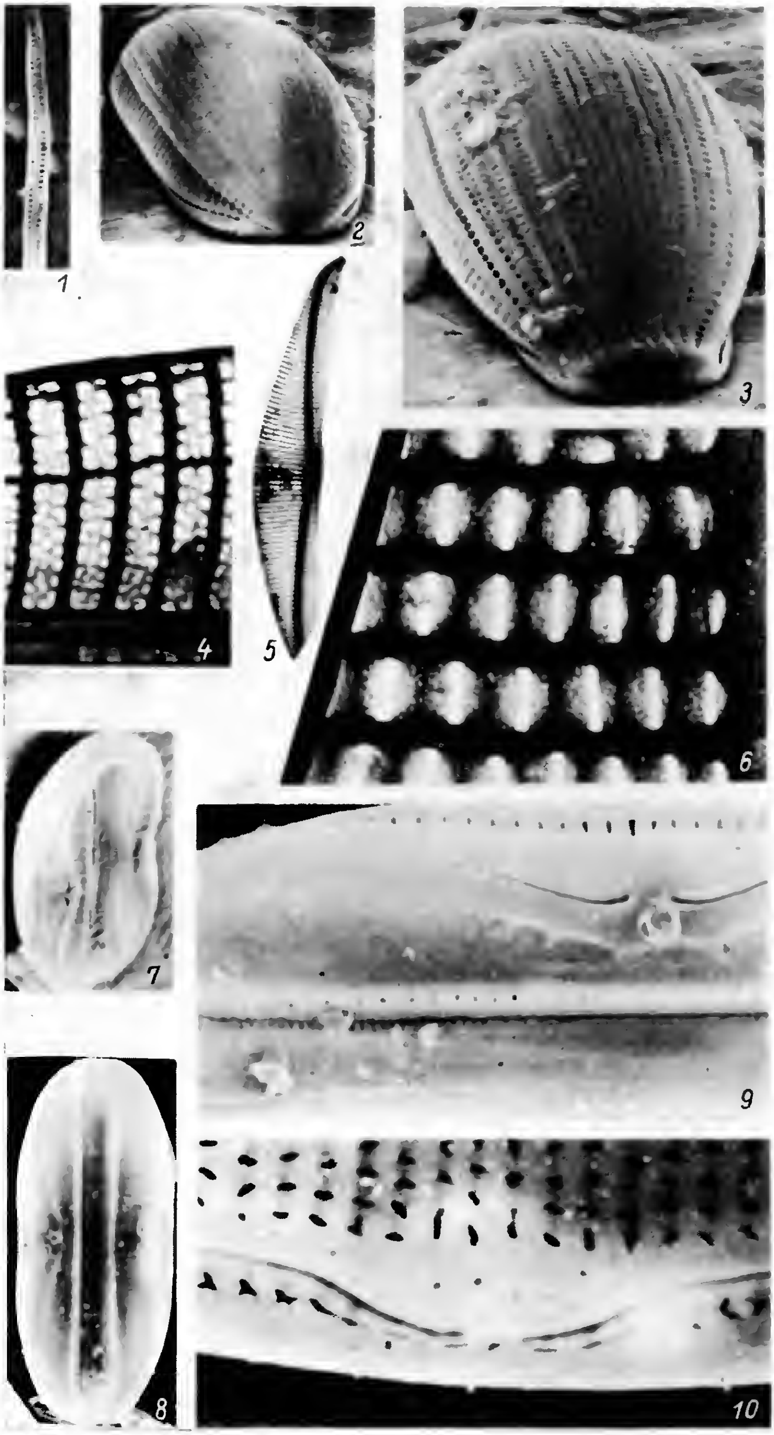


Рис. 2.

1 — ***Amphora delicatissima*** (конец соединительного ободка, внутренняя поверхность); *2*, *7*—*9* — *A. commutata* (*2* — панцирь со спинной стороны; *7*, *8* — панцирь с брюшной стороны; *7* — угол наклона 60°: *8* — угол 0°; *9* — деталь, увел. в 3 раза); *3* — *A. holsatica* (панцирь со спинной стороны); *4* — ***Amphora*** sp. (ультраструктура); *5*, *6*, *10* — *A. securicula* (*5* — створка; *6* — то же, увел. в 20 раз; *10* — часть наружной поверхности створки, область центрального узелка). *1*—*3*, *7*—*10* — СЭМ; *4*—*6* — ТЭМ. Увел.: *1*, *3* — 3600; *2* — 2600; *4* — 8000; *5*, *7*, *8* — 2000; *6*, *9* — увеличения сделаны дополнительно при печати, в остальных случаях указаны инструментальные увеличения; *10* — 7800.

К ст. В. Н. Косенко, Нгуен Тьен Хьепа, Г. П. Яковлева, с. 500

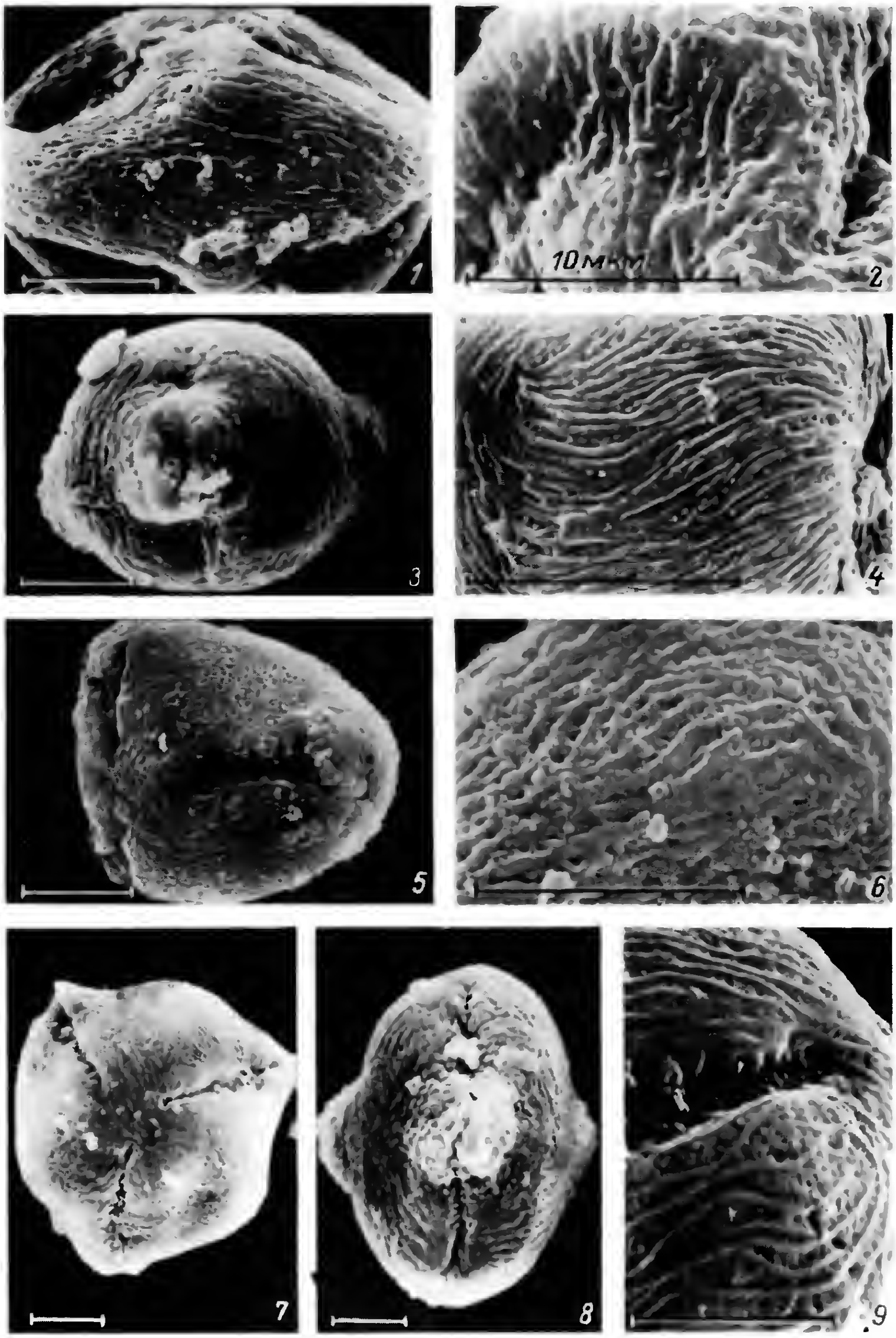


Рис. 1. Пыльцевые зерна со струйчатой скульптурой.

1, 2 — Rubus altaeoides; 3, 4 — R. rosaefolius; 5, 6 — R. niveus; 7 — R. polyadenus; 8 — R. viscidus; 9 — R. assamensis.

К с. 500

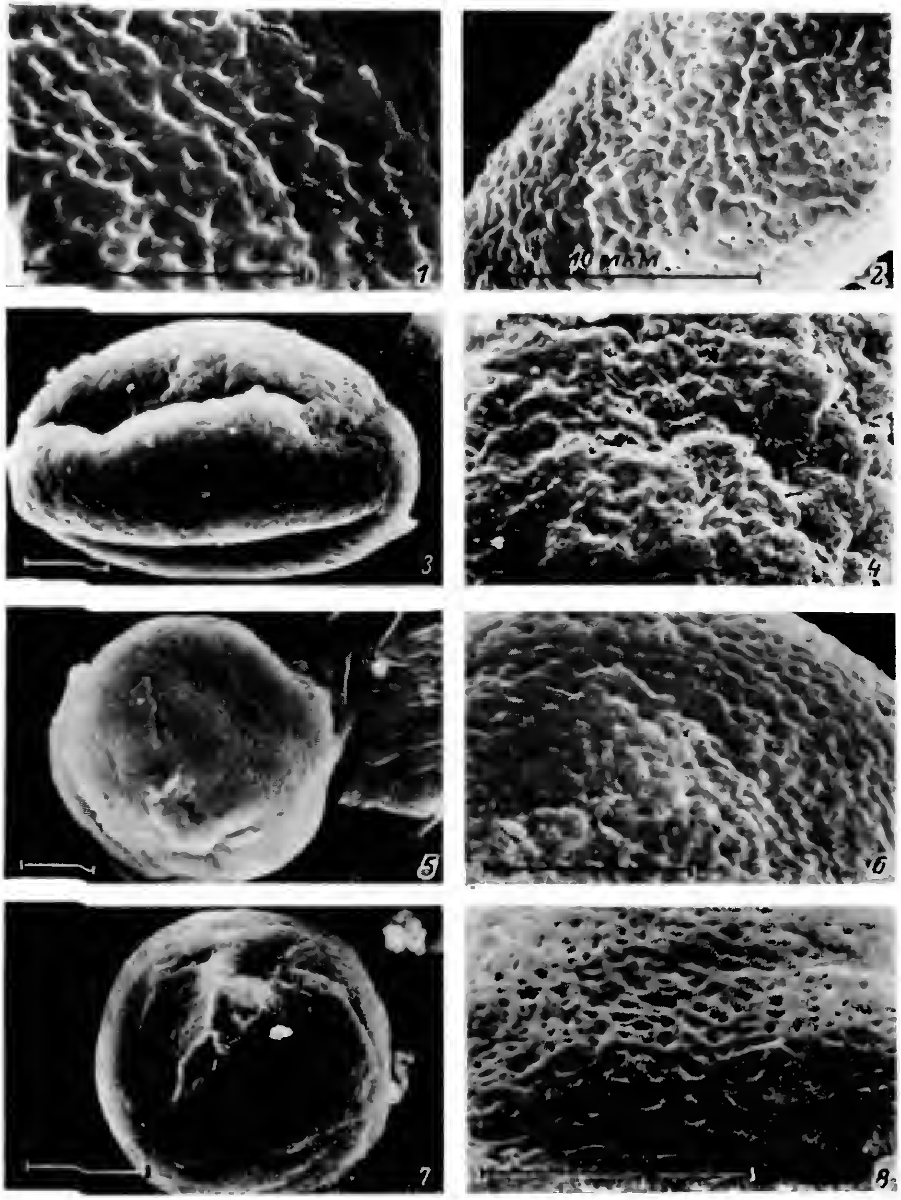


Рис. 2. Пыльцевые зерна с сетчатой скульптурой.

1 — *Rubus laxus; 2* — *R. malvaceus; 3, 4* — *R. multibracteatus; 5* — ***R.** tamdaoënsis; 6* — *R. chevalieri* var. *angkae; 7, 8* — *R. pinfaënsis.*

К ст. Т. Д. Суровой, Х. А. Велиевой, с. 504

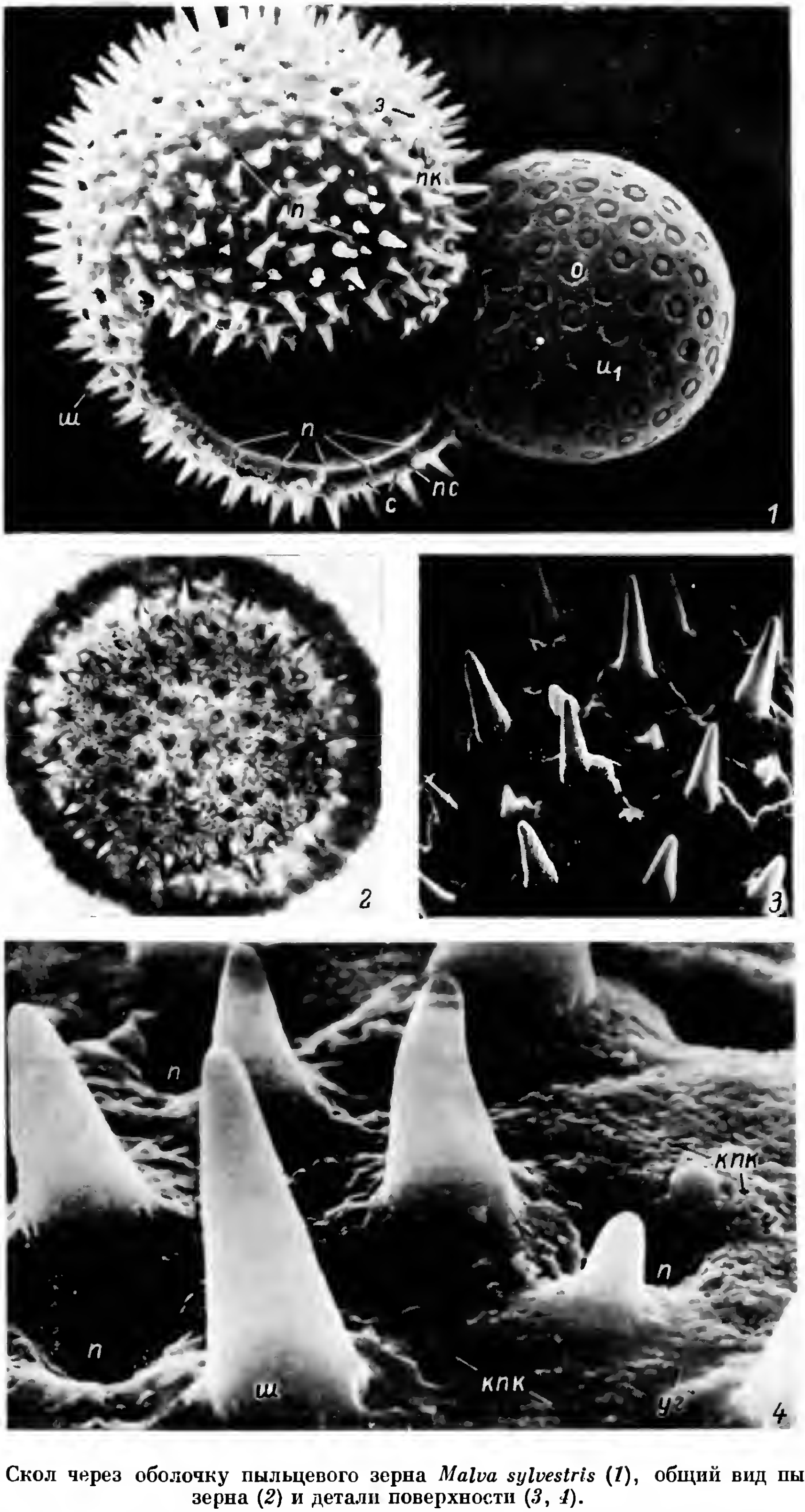


Рис. 1. Скол через оболочку пыльцевого зерна *Malva sylvestris* (*1*), общий вид пыльцевого зерна (*2*) и детали поверхности (*3*, *4*).

$и_1$ — эксинтина, *о* — оперкулум, *п* — пора, *пк* — покров, *пс* — подстилающий слой, *с* — стерженьки, *ш* — шип, *э* — экзина, *кпк* — каналы в покрове, *уг* — ультрагранулы. Увел.: *1*, *2* — 600; *3* — 1100; *4* — 7000. *1*, *3*, *4* — СЭМ; *2* — СМ.

К с. 505

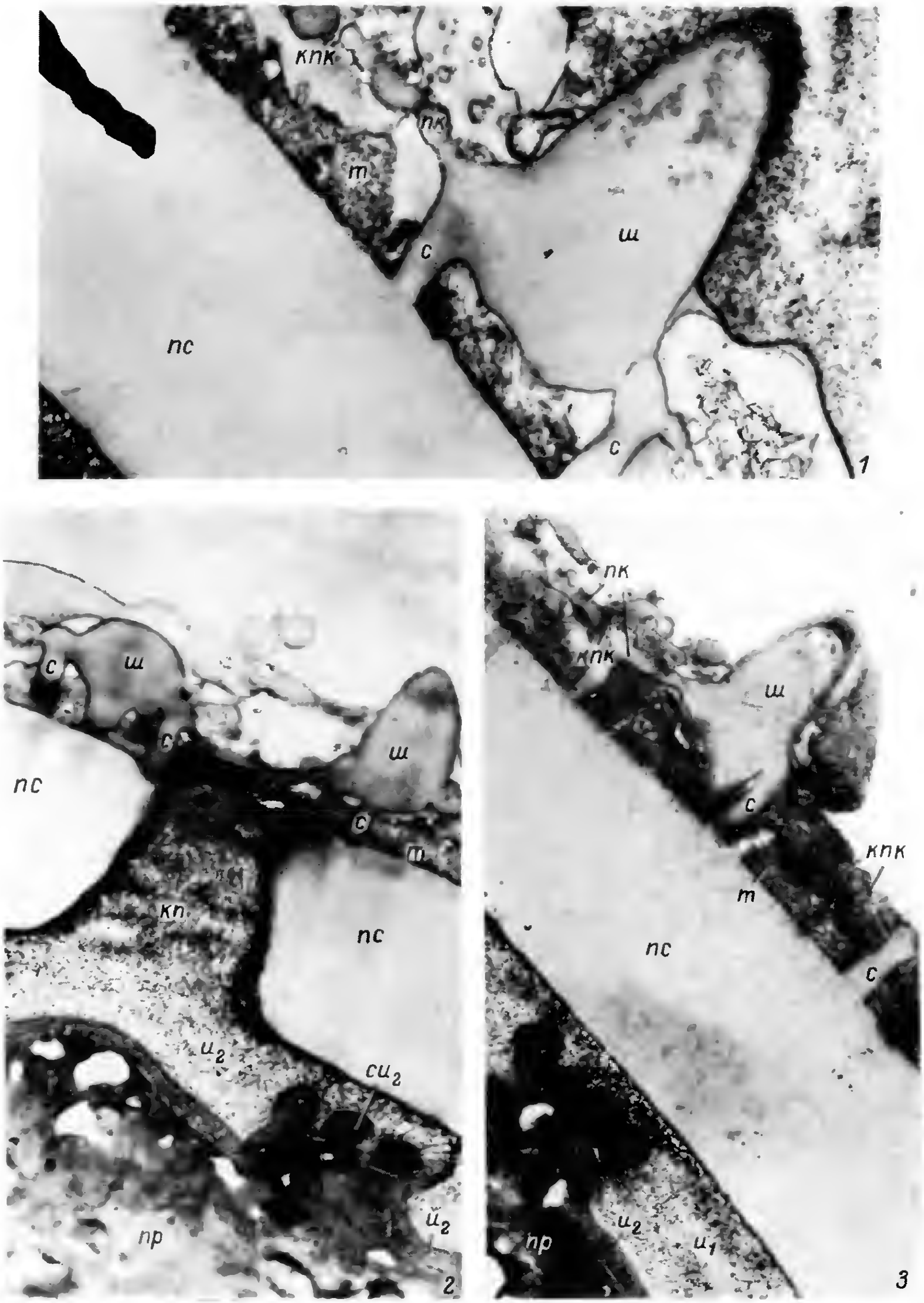


Рис. 2. Срезы через оболочку пыльцевого зерна *Malva sylvestris*; в межапертурном участке (*1*, *3*) и в районе апертуры (*2*).

т — трифина, *кп* — канал поры, *пр* — протопласт, $и_2$ — эуинтина, $си_2$ — складки эуинтины; остальные обозначения, как на рис. 1. Увел.: *1* — 13 000; *2*, *3* — 10 000. *1*—*3* — ТЭМ.

СОДЕРЖАНИЕ

Фотьянова Л. И. Позднеэоценовая предтургайская флора древней Берингии 425

Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики 437

Ткаченко В. С. О природе луговой степи заповедника «Михайловская целина» и прогноз развития ее в условиях заповедности 448

Волкович В. Б. Соотношение мужских и женских растений в популяциях *Aruncus vulgaris (Rosaceae)* и особенности их роста и развития 458

СООБЩЕНИЯ 466

Алексеева-Попова Н. В., Косицин А. В., Игошина Т. И., Ильинская Н. Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus (Asteraceae)* на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР. (466) — **Петров А. Н.** Полиморфизм агариковых грибов Прибайкалья. (473). — **Сатарова Т. Н.** Эмбриология *Smilacina racemosa* и *S. stellata (Asparagaceae)*. (481). — **Караева Н. И., Магеррамова Н. Р., Рзаева С. Г.** Морфология панциря диатомей рода *Amphora (Bacillariophyta)* по данным электронной микроскопии. (492). — **Косенко В. Н., Нгуен Тьен Хьеп, Яковлев Г. П.** Палиноморфологическое изучение представителей рода *Rubus (Rosaceae)* флоры Вьетнама. (497). — **Сурова Т. Д., Велиева Х. А.** Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен *Malva sylvestris (Malvaceae)*. (503). — **Жиляев Г. Г.** Влияние заповедности и выпаса на структуру ценопопуляций в сообществе овсяницы приземистой Festucetum supinae. (506). — **Магулаев А. Ю.** Цитотаксономическое изучение некоторых цветковых растений Северного Кавказа. (511). — **Недоспасова Н. В.** Роды *Dichasianthus* и *Torularia (Brassicaceae)* и их отношение друг к другу.. (517). — **Бойко М. Ф.** Бриофлора Хоперского заповедника. (521). — **Смык Г. К., Бортняк Н. Н.** Дубово-рододендровые леса Quercetа (petraeae) rhododendrosa (lutei) на Словечанско-Овручском кряже (Украина, Центральное Полесье). (525). — **Недолужко В. А.** Распространение *Ambrosia artemisiifolia (Asteraceae)* в Приморском крае. (527). — **Шулц В. А.** Забытый род *Spanizium (Caryophyllaceae)*. (529). — **Иванюкович Л. К.** Обзор видов серии *Durra* рода *Sorghum (Poaceae)*. (531). — **Тимохина С. А.** *Scutellaria mongolica (Lamiaceae)* во флоре СССР. (535).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 537

Красноборов И. М., Ханминчун В. М., Красников А. А., Шауло Д. Н. Новые виды семейства *Asteraceae* из Тувинской АССР. (537). — **Ван В. М.** Новый вид рода *Corydalis (Papaveraceae)* из Хабаровского края. (544). — **Ломоносова М. Н.** Новый вид рода *Frankenia (Frankeniaceae)* из Тувинской АССР. (548).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 550

Голубев В. Н., Ена А. В., Сазонов А. В. О новых находках *Anogramma leptophylla (Hemionitidaceae)* в Крыму. (550). — **Тупицына Н. Н.** *Collomia linearis (Polemoniaceae)* в Сибири. (553).

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА 555

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П. Числа хромосом представителей семейства *Ranunculaceae* северо-востока европейской части СССР (Коми АССР) и Тюменской области. (555).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 557

Сытник К. М. Выдающийся естествоиспытатель и мыслитель Николай Григорьевич Холодный (к 100-летию со дня рождения). (557).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 562

Коган Ш. И. (*Рецензия*). Споровые растения тундровых биогеоценозов: Тр. Коми филиала АН СССР, № 49, 1982. (562). — **Бобров А. Е., Тарасевич В. Ф., Храмова Е. Л.** *Рябкова Л. С.* Палинография флоры Таджикской ССР. Папоротникообразные—Злаки. 1982. (565).

ХРОНИКА 567

Игнатенко О. С. Гербарий и перспективы флористических исследований в Центрально-Черноземном заповеднике. (567).